ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 87

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2002

**Учредители:**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**
**ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ**
**РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.



Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Н. К. Румянцева*
Корректоры *О. Ю. Гуршева* и *Ф. Я. Петрова*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Министерство печати и массовой информации РФ
Рег. № 0110163 от 04.02.93
Дата публикации «Ботанического журнала», т. 86, № 12: 21.12.2001
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 27.12.2001. Формат 70×100 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.3. Уч.-изд. л. 17.7. Тираж 465 экз. Тип. зак. № 1330. С 294

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН. 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 56.074.1 (1—924.16) (001.891)

© Г. А. Елина,[1] Л. В. Филимонова,[2] Н. Б. Лаврова [3]

# ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА: НОВЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

G. A. ELINA, L. V. FILIMONOVA, N. B. LAVROVA. PALYNOLOGICAL INVESTIGATIONS OF THE TUNDRA ZONE OF KOLA PENINSULA: NEW METHODICAL APPROACHES

[1,2] Институт биологии КНЦ РАН
[3] Институт геологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Поступила 08.09.2000
Окончательный вариант получен 30.07.2001

Разработаны методические аспекты периодизации спорово-пыльцевых диаграмм (СПД), реконструкции палеорастительности и трендов развития тундровой зоны Кольского п-ова. Оригинальные методические подходы позволили объективизировать результаты, которые опираются на 5 СПД, 15 радиоуглеродных датировок и 10 субрецентных спектров. В обобщенном виде закономерности смен палеорастительности можно представить в виде следующей схемы. 7000—6000 лет назад (л. н.) **лесотундра** березовая кустарничково-лишайниковая и горная тундра ⇒ 6000—3800 л. н. **лесотундра** березовая кустарничково-зеленомошная ⇒ 3800—настоящее время: **тундра** ерниково-(кустарничково)-зеленомошная и лишайниковая. Показано, что даже во время климатического оптимума таежные хвойные леса не проникали в зону тундры (в современном ее очертании).

Ключевые слова: палинология, палеорастительность, методы, субрецентные спектры, спорово-пыльцевые диаграммы, тундра, лесотундра, Кольский п-ов.

Палинологические исследования севера Кольского п-ова были предприняты с целью выявления закономерностей динамики природных процессов, уточнения подвижек зональных и подзональных границ в голоцене. Не менее важно было установить, различаются ли тренды развития растительности в разных регионах тундры. Для достижения поставленной цели необходимо было разработать новые методические подходы, направленные на получение объективных критериев периодизации спорово-пыльцевых диаграмм (СПД) с территории современной тундровой зоны.

Палинологическим исследованиям послеледниковья севера Кольского п-ова много внимания уделялось уже в 1950—1960 гг., но в публикациях того времени имеются лишь фрагментарные данные по палеорастительности (Пьявченко, 1955; Малясова, 1960). Позже были опубликованы несколько СПД из северных регионов Кольского п-ова (Лебедева, 1977, 1990; Каган и др., 1992), а также мелкомасштабные картосхемы палеорастительности по 4 временным срезам голоцена, обобщенные для всей территории полуострова (Елина, Лебедева, 1982; Лебедева, 1983, 1984; Lebedeva, 1987). Но опубликованных диаграмм в перечисленных работах мало, тем более датированных по $^{14}C$. Современных исследований палеогеографии тундры и лесотундры пока тоже немного (Кременецкий и др., 1998; Pavlova et al., 1998; Елина и др., 2000; Елина, Филимонова, 2000), зато данных по северной Фенноскандии (Норвегии и Финляндии), близких по природным характеристикам к тундре Кольского п-ова, значительно больше (Hicks, 1977, 1994; Hyvärinen, 1975, 1976, 1985, 1993; Mäkelä et al., 1994; Hyvärinen, Alhonen, 1994; Hyvärinen, Mäkelä, 1996; Moe et al., 1996; Rikkinen, 1981; Seppä, 1996; Vasari, 1974; Vasari et al., 1996 a, b).

Для получения необходимой палеогеографической информации нами были проведены 2 экспедиции: на побережье Баренцева моря, в район низовья р. Воронья (1997 г.) и на п-ов Рыбачий (1998 г.). В экспедициях участвовали сотрудники Института биологии Карельского НЦ РАН Г. А. Елина, Л. В. Филимонова, О. Л. Кузнецов, Т. И. Бразовская, аспиранты и студенты Петрозаводского государственного университета. Спорово-пыльцевые анализы выполнены Н. Б. Лавровой, Л. В. Филимоновой и Э. И. Девятовой. Определения абсолютного возраста торфяных образцов сделаны в Геологическом ин-те (г. Москва) под руководством Л. Д. Сулержицкого.

## Методические подходы

Основная сложность объективной оценки СПД тундры состоит в высоком содержании заносной пыльцы деревьев (особенно сосны и березы). Для периодизации СПД традиционно используемых сопряженных методов (палеогеографических, палинологических, макрофоссильных, радиоуглеродных) оказалось недостаточно. Поэтому было необходимо разработать новые методические подходы. Вследствие особого морфологического строения пыльца сосны и березы разносится ветром на огромные расстояния, далеко за пределы своего ареала, в тундру и даже полярную пустыню. Так, заносная пыльца деревьев обнаружена на Шпицбергене (Сурова, 1981) и на Земле Франца Иосифа (Кренке, Федорова, 1961). Поэтому в СПД тундры возникают нарушения адекватности между составом спорово-пыльцевых спектров и современной растительностью. Учитывая эти факты и опираясь на 5 авторских СПД, сделаны методические акценты на:

1) хорошо выраженный «тундровый» характер спектров (в общем составе) в бореальном (SB) и субатлантическом (SA) периодах;

2) значительную роль в спорово-пыльцевых спектрах, особенно в SB и SA, пыльцы кустарничков и трав;

3) постоянное присутствие пыльцы берез *Betula czerepanovii* [1] и существенную роль *Betula nana*;

4) отсутствие существенного повышения количества пыльцы деревьев в спектрах климатического оптимума, в атлантическом (AT) периоде, что диктует привлечение других признаков для диагностики;

5) высокую значимость в SB и SA периодах арктоальпийских и гипоарктических видов (*Arctous alpina*, *Cassiope tetragona*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Dryas octopetala*, *Phyllodoce caerulea*, *Papaver*, *Primula farinosa*, *Rumex*, *Oxyria*, *Saxifraga foliolosa*, *Thalictrum alpinum*, *Urtica sondenii* и некоторые другие);

6) увеличенное количество спор *Selaginella selaginoides* в SB и первой половине SA периодов в отдельных СПД;

7) большое разнообразие и обилие *Lycopodiaceae* (особенно тундровых видов *Diphasiastrum alpinum*, *Lycopodium dubium*) на ранних стадиях развития растительности.

Среди новых методических подходов мы отмечаем: отбор образцов на палинологический анализ в разных геолого-геоморфологических условиях и на разной высоте над уровнем моря, а также в пределах одного урочища; привлечение данных ботанического состава торфа, степени его разложения и индекса влажности палеосообществ для получения сведений по гидрологическому режиму; параллельный отбор поверхностных образцов для определения субрецентных спектров вблизи скважин для СПД на болотах и в окружающих тундрах; геоботанические описания современных растительных сообществ болот и доминирующих тундровых сообществ. Только при соблюдении всех этих условий обеспечивается достоверность реконструкций палеорастительности тундровой зоны.

---

[1] Латинские названия растений в тексте и в таблицах даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Спорово-пыльцевой анализ выполнялся в соответствии с современными требованиями. В одном образце насчитывалось, как правило, не менее 500 зерен пыльцы древесных растений и параллельно велся подсчет других групп: пыльцы сосудистых растений (кустарничков и трав), спор папоротников, плаунов, хвощей и мхов. Общее число зерен в одном образце часто достигало 1000, а иногда более. Расчет (в %) проводился как между основными группами, так и в пределах каждой группы.

Палинологические определения опирались на эталонные коллекции пыльцы и спор современных растений [2] и справочники-определители (Пыльца..., 1972; Пыльца..., 1978; Споры..., 1983; The Northwest..., 1976, 1980, 1984, 1988, 1991; Pollen..., 1991). Особое значение придавалось идентификации пыльцы и спор тундровых растений, пыльце кустарничков [3] из семейств *Ericaceae*, *Vacciniaceae*, *Empetraceae*.

## Результаты и обсуждение

Результаты основаны на 5 новых СПД, 10 субрецентных (SR) спектрах, 15 радиоуглеродных (по $^{14}C$) датах и имеющихся литературных данных, перечисленных выше. Образцы для палинологического анализа отбирали на искусственных обнажениях мерзлых или талых бугров сверху вниз (на бугристо-топяных болотах) через 5—10 см, а для SR-спектров — с поверхности (0—2 см).

### Субрецентные спорово-пыльцевые спектры

На побережье Кольского п-ова, в тундре, получены 10 SR-спектров: 7 — в нижнем течении р. Вороньей (в тундре — 3, на буграх и мочажинах болот — 4); 3 — на буграх болот п-ова Рыбачий (табл. 1).

Геоботанические описания растительности, выполненные непосредственно в местах отбора образцов и в окружающих их тундровых сообществах, позволили проследить степень проявления в SR-спектрах региональных и локальных их составляющих, а также превнесение пыльцы из лесотундры и тайги.

Согласно полученным данным, влияние заносной пыльцы деревьев, главным образом сосны и березы, на формирование спорово-пыльцевых спектров весьма значительно. Наибольший вклад пыльцы древесных пород отмечен в SR-спектрах воронично-лишайниковых тундр, типичных для цокольного скального плато (табл. 1). В этих сообществах наряду с доминирующими *Empetrum hermaphroditum* и *Cetraria nivalis* встречаются *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctous alpina*, *Diapensia lapponica*, *Rubus chamaemorus*. В то же время в образце, взятом в неглубокой депрессии, где распространено сообщество из *Empetrum hermaphroditum* и *Chamaepericlymenum suecicum* с примесью разных трав (*Solidago virgaurea*, *Festuca ovina*, *Rumex acetosa*, *Dryopteris austriaca*, *D. phegopteris*), соотношение в общем составе спектра изменяется в пользу трав и спор. Пыльца некоторых перечисленных видов отмечена и в группе кустарничков и травянистых растений (табл. 2).

В SR-спектрах болот также наблюдается влияние растительности мочажин и бугров на состав спектров (табл. 1, 2). Например, в мочажинах больше всего пыльцы *Cyperaceae* и спор мхов, которые оказывают существенное влияние на соотношение компонентов. Пыльцы древесных пород отмечено в них несколько меньше, чем на буграх. В последних содержание ее колеблется в пределах 39—65 %. Спектр древесной группы складывает заносная пыльца *Betula pubescens* (38) и *Pinus* (24 %), а также пыльца *B. czerepanovii* (10) и *B. nana* (19 %), имеющая в основном местное происхождение. Доля пыльцы *Picea*, *Alnus* и *Salix*, как правило, не превышает 2 %. И только на болоте Александровское пыльцы ив отмечено 4 и 21 %.

---

[2] Коллекции Института биологии и Института геологии Карельского НЦ РАН.

[3] Приоритет в методических разработках по определению *Ericales* принадлежит Э. И. Девятовой.

ТАБЛИЦА 1

Состав субрецентных спорово-пыльцевых спектров тундровых и болотных сообществ* (регион I — нижнее течение р. Воронья, регион II — п-ов Рыбачий), %

| Пыльца и споры, % | Регион I | | | | | | | Регион II | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | тундра | | | болота | | | | болота | | |
| **Общий состав** | СТ | ДЗ[1] | ДЗ[2] | СТ[б] | СТ[м] | ДЗ[б] | ДЗ[м] | ВЭ | А[1] | А[2] |
| Деревья | 53 | 56 | 20 | 27 | 25 | 21 | 13 | 51 | 32 | 28 |
| Кустарники | 29 | 23 | 10 | 15 | 10 | 18 | 11 | 14 | 18 | 22 |
| Всего деревьев и кустарников | 82 | 79 | 30 | 42 | 35 | 39 | 24 | 65 | 50 | 50 |
| Кустарнички | 9 | 7 | 4 | 27 | 5 | 48 | 3 | 25 | 34 | 30 |
| Травы | 6 | 10 | 46 | 23 | 37 | 9 | 5 | 8 | 12 | 16 |
| Всего кустарничков и трав | 15 | 17 | 50 | 50 | 42 | 57 | 8 | 33 | 46 | 46 |
| спор | 3 | 4 | 20 | 8 | 23 | 4 | 68 | 2 | 4 | 4 |
| пыльцы и спор | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| **Деревья** | | | | | | | | | | |
| *Picea* | 1.3 | 1.4 | 1.3 | 1.2 | 1.6 | 1.4 | 1.8 | 0.6 | 1 | 2 |
| *Pinus* | 25 | 34 | 40 | 22 | 30 | 25 | 19 | 17 | 30 | 26 |
| *Betula pubescens* | 38 | 36 | 27 | 40 | 39 | 28 | 39 | 61 | 35 | 28 |
| **Кустарники** | | | | | | | | | | |
| *B. czerepanovii* | 10 | 4 | 6 | 8 | 5 | 9 | 8 | 5 | 12 | 14 |
| *B. nana* | 24 | 20 | 16 | 25 | 21 | 33 | 30 | 14 | 16 | 8 |
| *Alnus* | 1 | 3 | 5 | 2 | 1.5 | 2.3 | 1.6 | 1.4 | 2 | 1 |
| *Salix* | 1 | 2 | 5 | 1.7 | 2 | 1 | 0.4 | 1 | 4 | 21 |
| Всего деревьев и кустарников | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| **Кустарнички и травы** | | | | | | | | | | |
| *Ericales + Empetraceae* | 61 | 45 | 9 | 54 | 10 | 84 | 45 | 77 | 73 | 66 |
| *Poaceae* | 16 | 28 | 25 | 5 | 6 | 2 | 7 | 9 | 6 | 12 |
| *Cyperaceae* | 14 | 6 | 4 | 10 | 78 | 9 | 41 | 7 | 14 | 17 |
| *Varia* | 9 | 21 | 62 | 31 | 6 | 5 | 7 | 7 | 7 | 5 |
| Всего кустарничков и трав | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| **Споры папоротников, плаунов, хвощей** | | | | | | | | | | |
| *Polypodiaceae* | 46 | 44 | 71 | 14 | 1 | 5 | 0.2 | 14 | 42 | 35 |
| *Lycopodiaceae* | 9 | 25 | 1 | 4 | 1 | — | 0.2 | 29 | 4 | 6 |
| *Selaginella selaginoides* | — | — | — | — | — | — | — | — | 7 | — |
| *Equisetum* | — | — | 1 | — | 7 | — | — | — | 9 | 2 |
| **Споры и мхи** | | | | | | | | | | |
| *Bryales* | 36 | — | 26 | 49 | 79 | 90 | 8 | 43 | 18 | 32 |
| *Sphagnum* | 9 | 31 | 1 | 33 | 12 | 5 | 92 | 14 | 20 | 25 |
| Всего спор | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

Примечание. *SR-спектры тундровых сообществ: СТ — воротнично-лишайниковое (окружает болото Ступенчатое), ДЗ[1] — то же (к северу от б. Дальние Зеленцы, на скальной гряде), ДЗ[2] — воротнично-разнотравное (там же, в неглубокой депрессии). SR-спектры болотных сообществ: СТ[б] — б. Ступенчатое (бугор), СТ[м] — там же (мочажина), ДЗ[б] — б. Дальние Зеленцы (бугор), ДЗ[м] — там же (мочажина), ВЭ — б. Верхнее Эйно (бугор), А[1] — б. Александровское, скв. 11 (бугор), А[2] — там же, скв. 12 (бугор).

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав кустарничков и трав в SR-спектрах

| Регион | Регион I | | | | | | | Регион II | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | тундра | | | болота | | | | болота | | |
| Разрезы | СТ | ДЗ$^1$ | ДЗ$^2$ | СТ$^б$ | СТ$^м$ | ДЗ$^б$ | ДЗ$^м$ | ВЭ | А$^1$ | А$^2$ |
| **Кустарнички** | | | | | | | | | | |
| *Ericales** | 6 | 10 | — | 36 | 8 | 87 | 10 | 12 | 27 | 23 |
| *Andromeda* | — | — | — | 3 | 12 | 28 | 4 | 4 | 21 | 43 |
| *Acrtous alpina* | 16 | 4 | — | — | — | — | — | — | 27 | 16 |
| *Dryas* | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Empetrum* | 34 | 24 | 26 | 62 | 20 | 187 | 24 | 95 | 141 | 45 |
| *Loiseleuria procumbens* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 7 |
| *Ledum palustre* | — | — | — | 15 | 2 | 40 | 6 | — | 28 | 74 |
| *Oxycoccus* | — | — | — | 20 | 7 | 34 | 10 | — | 9 | 4 |
| *Vaccinium* | — | — | — | — | — | — | — | — | 8 | 3 |
| *V. myrtillus* | — | — | 16 | 7 | — | 49 | 4 | 49 | 16 | 17 |
| *V. uliginosum* | 2 | 4 | — | 7 | — | 32 | 5 | 35 | 37 | 63 |
| *V. vitis-idaea* | 10 | 12 | 4 | 40 | 17 | 65 | 13 | 74 | 31 | 32 |
| Всего | 68 | 54 | 48 | 190 | 66 | 522 | 76 | 269 | 345 | 327 |
| **Осоки и злаки** | | | | | | | | | | |
| *Cyperaceae* | 16 | 8 | 22 | 34 | 486 | 56 | 68 | 24 | 63 | 85 |
| *Poaceae* | 18 | 34 | 126 | 18 | 36 | 9 | 12 | 31 | 27 | 61 |
| Всего | 34 | 42 | 148 | 52 | 522 | 65 | 80 | 55 | 90 | 146 |
| **Разнотравье** | | | | | | | | | | |
| *Apiaceae* | 3 | — | 2 | — | — | — | — | — | 1 | — |
| *Artemisia* | — | — | — | — | — | 1 | 4 | — | 2 | — |
| *Asteraceae* | — | — | — | — | 4 | — | 2 | 1 | 1 | — |
| *Aster* type** | — | 2 | 14 | 6 | 1 | — | — | 3 | 4 | — |
| *Brassicaceae (Draba)* | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 4 | 1 |
| *Caltha* type | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | — |
| *Chamaepericlymenum suecicum* | — | 2 | 189 | 8 | 3 | 6 | — | — | — | — |
| *Chenopodiaceae* | — | 4 | — | 2 | 2 | — | — | 1 | 2 | — |
| *Filipendula ulmaria* | — | — | — | 3 | — | — | — | — | — | — |
| *Juncaceae* | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Lentibulariaceae* | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| *Liliaceae* | — | — | 3 | — | — | — | — | — | 1 | — |
| *Melampyrum* | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | — |
| *Onagraceae* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 10 |
| *Papaveraceae* | — | 2 | — | 1 | — | — | — | — | — | — |
| *Pedicularis* | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 |
| *Plantaginaceae* | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Polemoniaceae* | — | — | 4 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Polygonaceae* | 4 | — | 10 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Potentilla* type | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 5 |
| *Primulaceae* | — | — | 6 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Ranunculaceae* | — | 5 | 6 | — | — | — | — | 2 | 2 | — |
| *Rosaceae* | — | — | 6 | 3 | — | — | — | — | 2 | — |
| *Rubus chamaemorus* | — | — | — | 84 | 12 | 24 | 6 | 13 | 5 | 2 |
| *Rumex (Oxyria)* | — | 4 | 64 | — | 4 | — | — | — | 2 | 1 |

| Регион | Регион I | | | | | | | Регион II | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | тундра | | | болота | | | | болота | | |
| Разрезы | СТ | ДЗ[1] | ДЗ[2] | СТ[б] | СТ[м] | ДЗ[б] | ДЗ[м] | ВЭ | А[1] | А[2] |
| *Saxifraga* | — | 3 | — | — | 2 | — | — | — | — | 1 |
| *Scrophulariaceae* | — | — | — | — | 2 | — | — | 2 | — | — |
| *Tanacetum* type | — | — | 2 | — | 3 | — | — | — | — | — |
| *Thalictrum* | — | 3 | — | 2 | 4 | — | — | 2 | 2 | 2 |
| *Urtica sondenii* | 2 | — | 3 | 1 | 1 | 1 | — | — | — | — |
| *Violaceae* | — | — | 6 | — | — | — | — | — | — | — |
| Неопределенные виды | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 |
| Всего | 10 | 26 | 316 | 110 | 38 | 32 | 12 | 26 | 40 | 27 |
| Количество таксонов | 10 | 16 | 20 | 19 | 19 | 14 | 13 | 16 | 29 | 22 |

Примечание. СТ — Ступенчатое, ДЗ — Дальние Зеленцы, ВЭ — Верхнее Эйно. А[1], А[2] — Александровское, [б] — бугор, [м] — можачина. * — пыльца не идентифицирована до рода и вида. ** «type» — палинологическое понятие, которое добавляют к родовому или видовому названию, например: *Potentilla* type объединяет роды *Potentilla*, *Sibbaldia*, *Fragaria*. Это означает, что другие таксоны того же ранга вероятны, но на основе морфологического строения пыльцы они не могут быть определены более точно.

В спектрах кустарничков и трав доминирует пыльца первых (в среднем 71 %), пыльцы *Cyperaceae* отмечено 7—17 %, *Poaceae* — 2—12 %. Пыльцы разнотравья немного (5—7 %) и только в поверхностном образце с бугра болота Ступенчатое ее доля составила 31 %, за счет пыльцы *Rubus chamaemorus* (24 %). Из 32 таксонов *Varia*, отмеченных в тундровых SR-спектрах, в поверхностных образцах с бугров болот встречено 25 таксонов (табл. 2). Следует отметить, что количество пыльцы кустарничков и трав SR-спектров бугров колебалось и в среднем составило 47 %, что весьма близко к таковому значению суммы пыльцы древесных пород (49 %). Спор отмечено немного и присутствие их в споровом спектре связано с локальным произрастанием споровых растений.

## Спорово-пыльцевые диаграммы

Палеогеографические исследования позволили получить новый материал по 5 СПД, при реконструкции которых использовались данные по SR-спектрам из разных типов местообитаний тундры. Подробное изучение современной и прошлой растительности в зоне тундры проводилось нами в нижнем течении р. Вороньей и на п-ове Рыбачий (рис. 1). В целом в СПД отмечено 170 таксонов, в числе которых 60 % встречаются в 1—2 разрезах, 40 % — более чем в 2 и только 16 % — во всех разрезах (табл. 3).

В районе пос. Дальние Зеленцы, вблизи впадения в Баренцево море р. Вороньей и на п-ове Рыбачий, преобладают абразионная цокольная (высота (*h*) над ур. м. до 50 м) и цокольная сильно расчлененная равнины (*h* — 150—300 м), сложенные докембрийскими кристаллическими породами (Атлас..., 1971). На узкой прибрежной полосе Баренцева моря, в отдельных частях Кольского п-ова, встречаются равнины морского генезиса.

В растительном покрове доминируют петрофитные вороничные тундры из *Empetrum hermaphroditum* (Геоботаническое..., 1989). Своеобразием этих тундр является высокая насыщенность их бореальными видами, особенно *Vaccinium myrtillus* и *Lerchenfeldia flexuosa*. На п-ове Рыбачий преобладают воронично-лишайниковые тундры, а в нижнем течении р. Воронья — ерниково-лишайниковые и воронично-лишайниковые (Атлас..., 1971). Встречаются также ивняково-мелкоерниковые, зеленомошно-лишайниковые и крупноивняковые (*Salix glauca*, *S. phylicifolia*, *S. lapponum*)

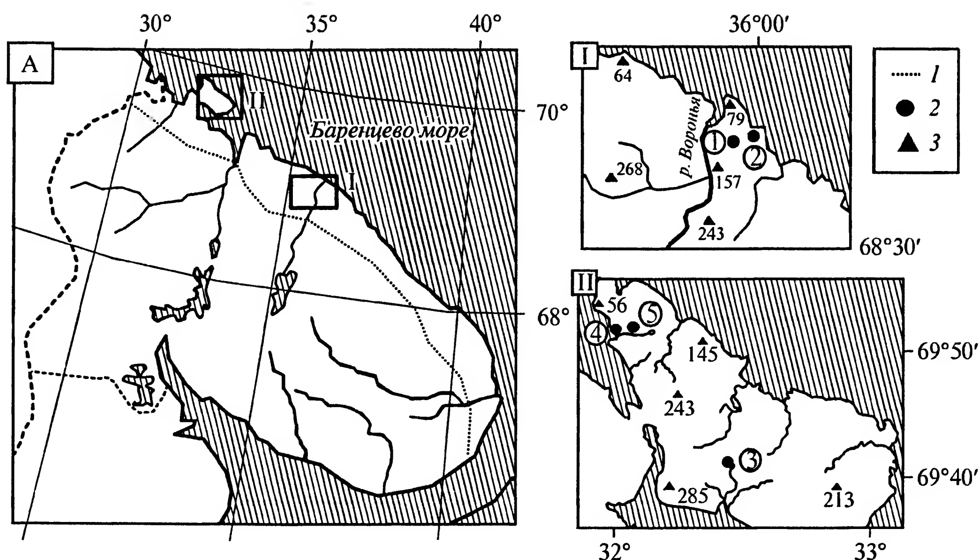



Рис. 1. Регионы изученные на Кольском п-ове.

*1* — южная граница тундры (карта А). На картах I и II: *2* — изученные СПД, *3* — гипсометрические высоты. В регионе I «Бассейн р. Воронья» изучены СПД: **1** — Ступенчатое, **2** — Дальние Зеленцы; в регионе II «П-ов Рыбачий» — СПД: **3** — Верхнее Эйно, **4** — Александровское-1, **5** — Александровское-2.

тундры. Заболоченность территории в низовьях р. Вороньей невысокая — 5—10%, а на п-ове Рыбачий она колеблется от 10 до 40%. Преобладают бугристо-топяные и травяно-моховые типы болот; большинство из них имеют мелкую залежь — 1—1.5 м.

**СПД Ступенчатое** (69°05′ с. ш. и 36°04′ в. д.) получена на болоте того же названия, расположенном вблизи пос. Дальние Зеленцы. Высота его поверхности над ур. м. — от 20 до 30 м, площадь (*S*) — около 3 га. Болото, где сочетаются массивы бугристо-мочажинные и травяно-сфагновые, занимает долину стока на склоне гряды. Глубина торфа под буграми достигает 165 см. На искусственном обнажении отобраны образцы на спорово-пыльцевой анализ. В разрезе датированы 5 образцов: на глубине 55—60 см = 710 ± 40 (ГИН-9321), 75—80 = 1200 ± 50 (ГИН-9322), 95—100 = = 2360 ± 40 (ГИН-9323), 115—120 = 3140 ± 60 (ГИН-9324), 135—140 см = 4340 ± 40 (ГИН-9325) л. н. Расчетный возраст базального слоя торфа — 5900 лет.

СПД Ступенчатое (рис. 2) относится в целом к тундровому типу, но в SB и $AT_3$ проявляются лесотундровые спектры. Это подтверждается приведенными выше данными по SR-спектрам с данной территории (табл. 2) и серией таковых с западной части Кольского п-ова, из тундры и лесотундры (Елина, Филимонова, 2000). В группе древесной пыльцы преобладают березы, довольно много сосны, а с контакта SB/SA появляется ель. Выразительны кривые пыльцы ерикоидных кустарничков и морошки. Сугубо локальный характер имеют меняющиеся кривые осоковых и хвощей.

**СПД Дальние Зеленцы** получена на болоте (*S* = 2 га), расположенном в 8 км к югу от одноименного поселка (69°04′ с. ш. и 36°01′ в. д.), на плато, высота над ур. м. которого составляет 150 м. Основная часть болота занята мелкобугристо-западинным комплексом. Глубина торфа под буграми — 70—85 см, под грядами — 95 см, под мочажинами — 30—70 см. В самой глубокой части болота, на гряде, получена СПД (рис. 3); в образце на глубине 25—30 см радиоуглеродный возраст = 1570 ± 60 (ГИН-9331), а на глубине 50—55 см = 1830 ± 40 (ГИН-9330) л. н. Возраст базальных слоев заиленного торфа, по расчетам, составляет 4000 лет. Эта СПД так же, как и Ступенчатое, относится к тундровому типу.

ТАБЛИЦА 3

Список пыльцы и спор, отмеченных в СПД: Александровское ($A^1$, $A^2$), Верхнее Эйно (ВЭ), Дальние Зеленцы (ДЗ), Ступенчатое (СТ)

| Растения | СПД | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | $A^1$ | $A^2$ | ВЭ | ДЗ | СТ |
| **Цветковые растения** | | | | | |
| Деревья | | | | | |
| *Alnus incana* | + | — | + | + | + |
| *A. kolaensis* | + | + | — | + | + |
| *Betula czerepanovii* | + | + | + | + | + |
| *B. pubescens* | + | + | + | + | + |
| *B. pendula* | — | — | — | — | + |
| *Picea obovata* | + | + | — | + | + |
| *P.* cf. *fennica* | — | — | — | + | + |
| *Pinus sylvestris* | + | + | + | + | + |
| *Pinus* cf. *lapponica* | — | — | — | + | + |
| *Populus tremula* | — | — | + | — | — |
| *Ouercus robur* | — | — | + | — | + |
| *Tilia cordata* | — | — | + | + | — |
| *Ulmus* | — | — | + | + | + |
| *U. laevis* | — | — | — | — | + |
| Кустарники | | | | | |
| *Alnaster* cf. *fruticosa* | — | + | — | + | + |
| *Betula humilis* | + | + | — | + | + |
| *B. nana* | + | + | + | + | + |
| *Corylus avellana* | — | — | — | + | + |
| *Grossulariaceae* | — | — | — | — | + |
| *Frangula* | — | — | — | — | + |
| *Juniperus* | — | + | + | + | + |
| *J. communis* | — | — | — | + | + |
| *J. sibirica* | — | — | — | — | + |
| *Salix* | + | + | + | + | + |
| *Sorbus* | — | — | — | — | + |
| Кустарнички | | | | | |
| *Ericaceae* | + | + | + | + | + |
| *Andromeda polifolia* | + | + | + | + | + |
| *Arctous alpina* | + | + | + | + | + |
| *Calluna vulgaris* | — | — | + | + | + |
| *Cassiope tetragona* | — | — | + | + | + |
| *Chamaedaphne calyculata* | — | — | + | — | — |
| *Empetrum* | + | + | + | + | + |
| *Loiseleuria procumbens* | — | + | — | — | — |
| *Ledum palustre* | + | + | + | + | + |
| *Oxycoccus* | + | + | + | + | + |
| *Phyllodoce caerulea* | + | + | + | — | — |
| *Vaccinium* | + | + | — | — | — |

| Растения | СПД | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | $A^1$ | $A^2$ | ВЭ | ДЗ | СТ |
| *Vacinium myrtillus* | + | + | + | + | + |
| *V. uliginosum* | + | + | + | + | + |
| *V. vitis-idaea* | + | + | + | + | + |
| Травы | | | | | |
| *Poaceae* | + | + | + | + | + |
| *Phragmites* | — | — | — | + | + |
| *Cyperaceae* | + | + | + | + | + |
| *Artemisia* | + | — | + | + | + |
| *Chenopodiaceae* | + | + | + | + | + |
| *Chenopodium album* | + | — | — | — | + |
| *C. hybridum* | — | — | — | — | + |
| *C. polyspermum* | + | — | — | — | — |
| *C. rubrum* | + | — | — | — | + |
| *Kochia laniflora* | + | — | — | — | — |
| *Salicornia herbacea* | + | — | — | — | — |
| *Aconitum* | — | — | — | + | — |
| *Adonis* | — | — | — | — | + |
| *Adoxa* type | — | — | — | + | — |
| *Alchemilla* | — | — | — | — | + |
| *Allium* | — | — | — | — | + |
| *Androsace* | — | — | — | — | + |
| *Angelica* | — | — | — | + | — |
| *Anemone* type | — | — | — | — | + |
| *Apiaceae* | + | + | + | — | — |
| *Armeria* | + | — | + | — | — |
| *Asteraceae* | — | — | + | — | — |
| *Aster* type | + | + | + | + | — |
| *Astragalus* | + | — | — | — | — |
| *Brassicaceae* | + | + | + | — | + |
| *Caltha palustris* | + | + | — | — | — |
| *Campanulaceae* | + | — | — | + | + |
| *Caryophyllaceae* | + | + | + | + | + |
| *Centaurea* type | + | — | — | — | — |
| *Chamaenerion angustifolium* | — | — | + | + | — |
| *Chamaepericlymenum suecicum* | — | — | + | + | + |
| *Cichorium* | + | + | + | + | + |
| *Comarum palustre* | — | — | — | — | + |
| *Drosera* | — | — | — | + | + |
| *Dryas octopetala* | — | — | — | — | + |
| *Epilobium* | + | + | — | — | — |
| *Ephedra* | — | — | — | — | + |
| *Eupatorium* type | — | — | — | — | + |
| *Fabaceae* | — | — | — | — | + |
| *Filipendula ulmaria* | — | — | + | + | + |
| *Galium* | — | — | — | — | + |
| *Gentianaceae* | — | — | — | — | + |
| *Geum rivale* | + | — | — | — | + |
| *Geraniaceae* | + | — | — | — | — |
| *Helianthemum* | — | — | — | + | + |
| *Iridaceae* | — | — | — | — | + |

| Растения | СПД | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | A[1] | A[2] | ВЭ | ДЗ | СТ |
| *Lamiaceae* | — | — | + | + | + |
| *Lathyrus* | — | — | — | + | — |
| *Liliaceae* | + | — | — | — | + |
| *Linnaea borealis* | + | — | — | — | — |
| *Lysimachia* | — | — | — | + | — |
| *Lythrum* | — | — | — | + | — |
| *Melampyrum* | + | + | — | — | — |
| *Menyanthes trifoliata* | — | + | — | + | + |
| *Mentha* type | — | — | — | — | + |
| *Montia* | — | — | — | — | + |
| *Naumburgia thyrsiflora* | — | — | — | + | + |
| *Orthilia* | — | — | + | — | — |
| *Papaveraceae* | — | + | — | + | + |
| *Parnassia* | — | — | — | + | + |
| *Pedicularis* | + | + | — | + | + |
| *Plantago* | + | — | — | — | — |
| *P.* cf. *lanceolata* | — | — | — | — | + |
| *Polemoniaceae* | + | — | — | — | — |
| *Polemonium* | — | — | — | — | + |
| *Polygonaceae* | + | — | + | — | + |
| *Polygonum bistorta* | — | — | — | + | — |
| *P. aviculare* | — | — | — | + | — |
| *Potentilla* type | + | + | — | + | + |
| *Primulaceae* | — | — | + | + | + |
| *Primula farinosa* | — | — | — | — | + |
| *Pyrola* | — | — | — | + | + |
| *Ranunculaceae* | — | — | + | — | + |
| *Rosaceae* | + | + | + | + | + |
| *Rosa* | — | — | — | — | + |
| *Rubiaceae* | — | — | — | — | — |
| *Rubus chamaemorus* | + | + | + | + | + |
| *Rumex* | + | — | + | — | + |
| *Rumex/Oxyria* | + | — | — | + | + |
| *Sanguisorba* | — | — | + | — | — |
| *Saxifraga* | + | + | — | — | — |
| *Saxifraga aizoides* | | | | | |
| *S. foliolosa* | — | — | — | + | + |
| *S. oppositifolia* | + | — | — | — | — |
| *Scheuchzeria palustris* | — | — | — | + | — |
| *Sedum* | — | — | — | — | + |
| *Scrophulariaceae* | + | — | + | + | + |
| *Serratula* type | + | + | — | + | + |
| *Sonchus* | — | — | — | — | + |
| *Stachys* | — | — | — | + | — |
| *Swertia* | — | — | — | — | + |
| *Tanacetum* type | — | + | + | + | + |
| *Thalictrum* | + | + | — | — | — |
| *T. alpinum* | + | — | — | — | + |
| *T. flavum* | — | — | — | + | + |

| Растения | СПД | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | А[1] | А[2] | ВЭ | ДЗ | СТ |
| *Taraxacum* type | — | — | — | — | + |
| *Thymus* | — | — | — | + | — |
| *Urtica* | + | — | + | + | + |
| *Urtica sondenii* | — | — | — | + | + |
| *Valeriana capitata* | + | — | — | — | — |
| *Veronica* | — | — | — | + | + |
| *Viola palustris* | + | + | — | — | — |
| Гидрофиты | | | | | |
| *Batrachium* | — | — | — | + | + |
| *Hydrocharis* | + | — | — | — | — |
| *Lentibulariaceae* | + | + | — | — | — |
| *Myriophyllum* | + | — | — | — | — |
| *Sparganium* | + | — | — | — | — |
| **Споровые растения** | | | | | |
| Плауны | | | | | |
| *Lycopodiaceae* | — | — | + | — | — |
| *Diphasiastrum alpinum* | + | — | + | + | + |
| *D. comlanatum* | — | + | + | + | + |
| *D. tristachium* | + | + | + | + | + |
| *Lycopodium annotinum* | — | — | + | + | + |
| *L. clavatum* | — | — | — | + | — |
| *L. dubium* | + | + | + | + | + |
| *L. lagopus* | — | — | + | + | + |
| *Huperzia* | — | — | — | + | — |
| *H. selago* | + | — | — | + | + |
| *H. petrovii* | — | — | + | + | + |
| *Selaginella selaginoides* | + | + | + | + | + |
| *S. sibirica* | — | — | — | + | + |
| Папоротники | | | | | |
| *Polypodiaceae* | + | + | + | + | + |
| *Botrychium* | — | — | — | + | — |
| *B.* cf. *boreale* | + | — | — | — | — |
| Прочие | | | | | |
| *Isoëtes* | + | — | — | — | — |
| *Equisetum* | + | + | + | + | + |
| Мхи | | | | | |
| *Bryales* | + | + | + | + | + |
| *Dicranum* | — | — | — | + | + |
| *Hepaticae* | + | — | + | + | — |
| *Sphagnum* | + | + | + | + | + |

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

**СПД Верхнее Эйно** (69°39′ с. ш. и 32°25′ в. д.) получена на болоте того же названия, в южной части п-ова Рыбачий. Бугристо-топяное болото ($S = 33$ га) занимает узкий лог, с общим уклоном в сторону р. Эйно, впадающей в губу Большая Мотка Баренцева моря. На одном из бугров вскрыто обнажение и отобраны образцы на спорово-пыльцевой и радиоуглеродный анализы. На глубине от 24 до 82 см находится вечная мерзлота, под которой отмечен талый слой торфа и песка.

Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма Ступенчатое; аналитик Э. И. Девятова.

*1—4* — стратиграфия: *1* — торф; *2* — песок с растительными остатками; *3* — песок; *4* — песок-плывун; *5* — положение в разрезе образца, датированного по радиоуглероду; *6* — десятикратное увеличение количества пыльцы и спор, %.

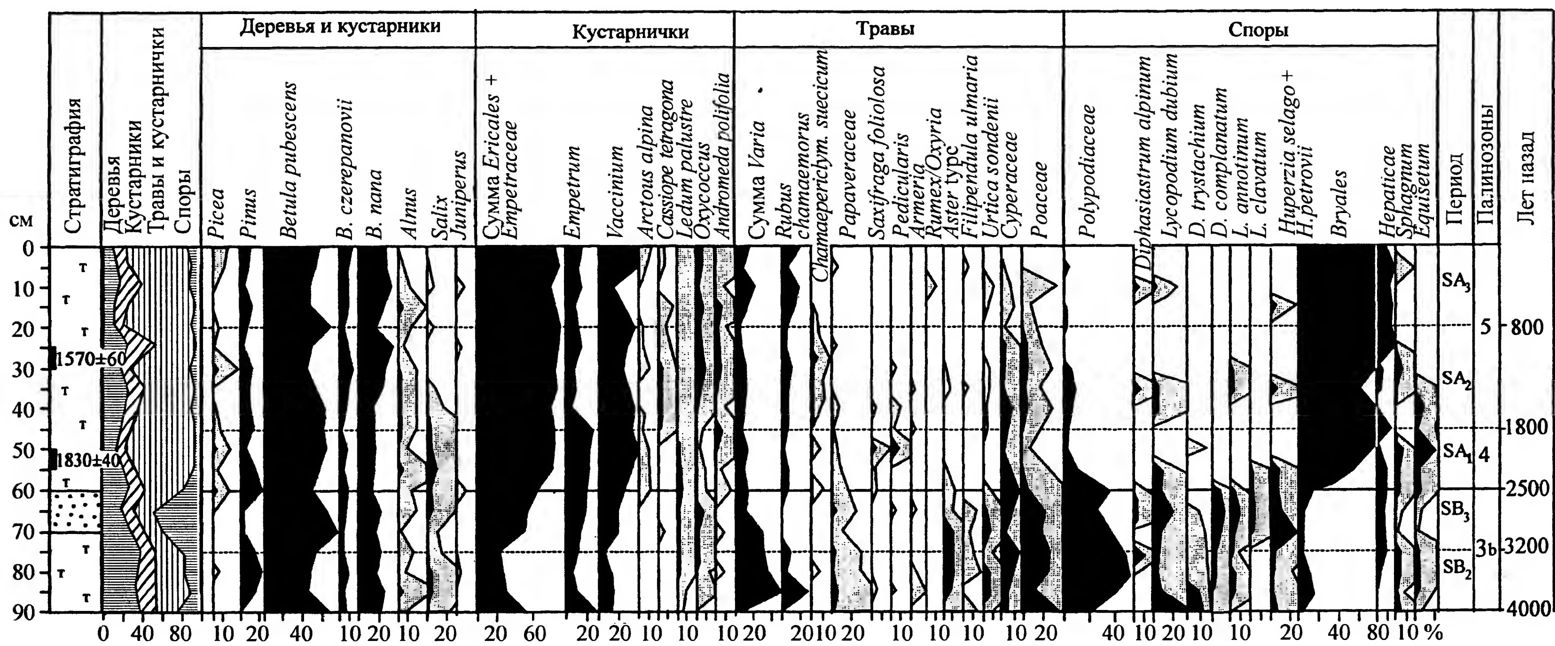



Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма Дальние Зеленцы; аналитик Э. И. Девятова.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

Получены 3 радиоуглеродные даты: в слое 24—32 см = 210 ± 70 (ГИН-9971), 74—82 см = 2080 ± 40 (ГИН-9972), 135—139 см = 6700 ± 60 (ГИН-9973) л. н., первая из которых значительно омоложена.

Расчетное время формирования самого придонного слоя близко к 7000 л. н. В этом же районе, в торфяниках, были документированы образцы с возрастом 6480 ± 60 (Лебедева, 1977) и 7438 ± 64 л. н. (Кременецкий и др., 1998). А в Финляндии, в безлесной арктической зоне, в озерных осадках получены более древние даты: 8570 ± 200 (Hyvärinen, 1976) и 10280 ± 260 л. н. (Hyvärinen, 1975).

СПД Верхнее Эйно (рис. 4) характеризуется тундровым типом спектров, где несколько преобладает пыльца кустарничков и трав, на 2-м месте находится пыльца деревьев, на 3-м — пыльца кустарников. Споры заметно (до 45 %) присутствуют только в придонном слое. В основной части СПД количество спор не достигает значений, достаточных для получения достоверных данных по процентному соотношению, поэтому их кривые не прорисованы. Самыми типичными чертами этой СПД являются абсолютное преобладание берез (*Betula pubescens*, *B. czerepanovii*, *B. nana*), кустарничков (*Empetrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*) и *Rubus chamaemorus*.

**СПД Александровское-1 и 2**[4] (69°52′ с. ш. и 32°01′ в. д.) получены на бугристо-топяном болоте, на западе п-ова Рыбачий. Высота его поверхности над ур. м. составляет 10—15 м; *S* = 30 га. Болото находится на склоне к губе Большая Волоковая Баренцева моря, не достигая берега примерно на 30 м. На 2 мерзлых буграх, на искусственных обнажениях, отобраны образцы на все виды анализов. В данном случае предполагалось уловить особенности состава локальных спорово-пыльцевых спектров в условиях с разным гидрологическим режимом: за счет выклинивания обогащенных грунтовых вод из-под коренного берега (на периферии болота) или за счет бедных поверхностных грунтовых вод (центр болота).

В скважине 11 (рис. 5) получены даты: на глубине 34—94 см = 710 ± 50 (ГИН-9976), 44—49 см = 1140 ± 110 (ГИН-9967), 62—64 см = 2830 ± 120 (ГИН-9968) л. н.; в скважине 12 (рис. 6) продатированы 2 образца: 53—57 см = 400 ± 50 (ГИН-9969), 92—97 см = 920 ± 100 (ГИН-9970) л. н. 2 последних, а также дату 210 ± 70 (СПД Верхнее Эйно) мы считаем омоложенными, поскольку они противоречат многочисленным данным по особенностям прироста торфа на буграх болот Кольского п-ова (Елина и др., 1995; Елина, Филимонова, 2000; Елина и др., 2000) и Сибири (Новиков и др., 1981; Новиков и др., 1983; Малясова, 1983; Малясова и др., 1991). Это подтверждается и четкой корреляцией СПД Александровское-1 и 2.

Обе диаграммы относятся к тундровому типу. Они имеют существенные различия от описанных выше 3 диаграмм: в верхней их части представлены очень четко выраженные тундровые спектры, в которых отмечен минимум пыльцы деревьев и кустарников, максимум кустарничков и совершенно мизерное количество спор. Ниже спектры также в основном тундровые, но постоянно встречается пыльца сосны (до 60 %) и споры плаунка. Интересно, что в скважине 11, на глубине 80 см, количество плаунка достигает 88 %, но споры его значительно мельче обычных. Возможно, 3600 л. н. на фоне похолодания, что подтверждается самым малым количеством пыльцы деревьев (8 %), изменились состав и объем выклинивающихся подземных вод, что привело к снижению жизненности плаунка и одновременно к распространению в мелководье водорослей. На глубине 85 и 90 см 2 образца содержат незначительное количество пыльцы и спор, зато в них много форм, по всей вероятности являющихся цистами водорослей (идентификация по: Tikkanen, 1986). Далее, от 100 до 125 см, отмечен водонасыщенный слой песка, в котором не удалось отобрать образцы; от 125 до 140 см — насыщенность пыльцой и спорами, спектры имеют тундровый характер. Во всем разрезе Александровское-2 пыльцы очень мало, что, возможно, обусловлено местоположением его в долине стока депрессии.

---

[4] Александровское-1 — скважина 11; Александровское-2 — скважина 12.

Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма Верхнее Эйно; аналитик Л. В. Филимонова.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

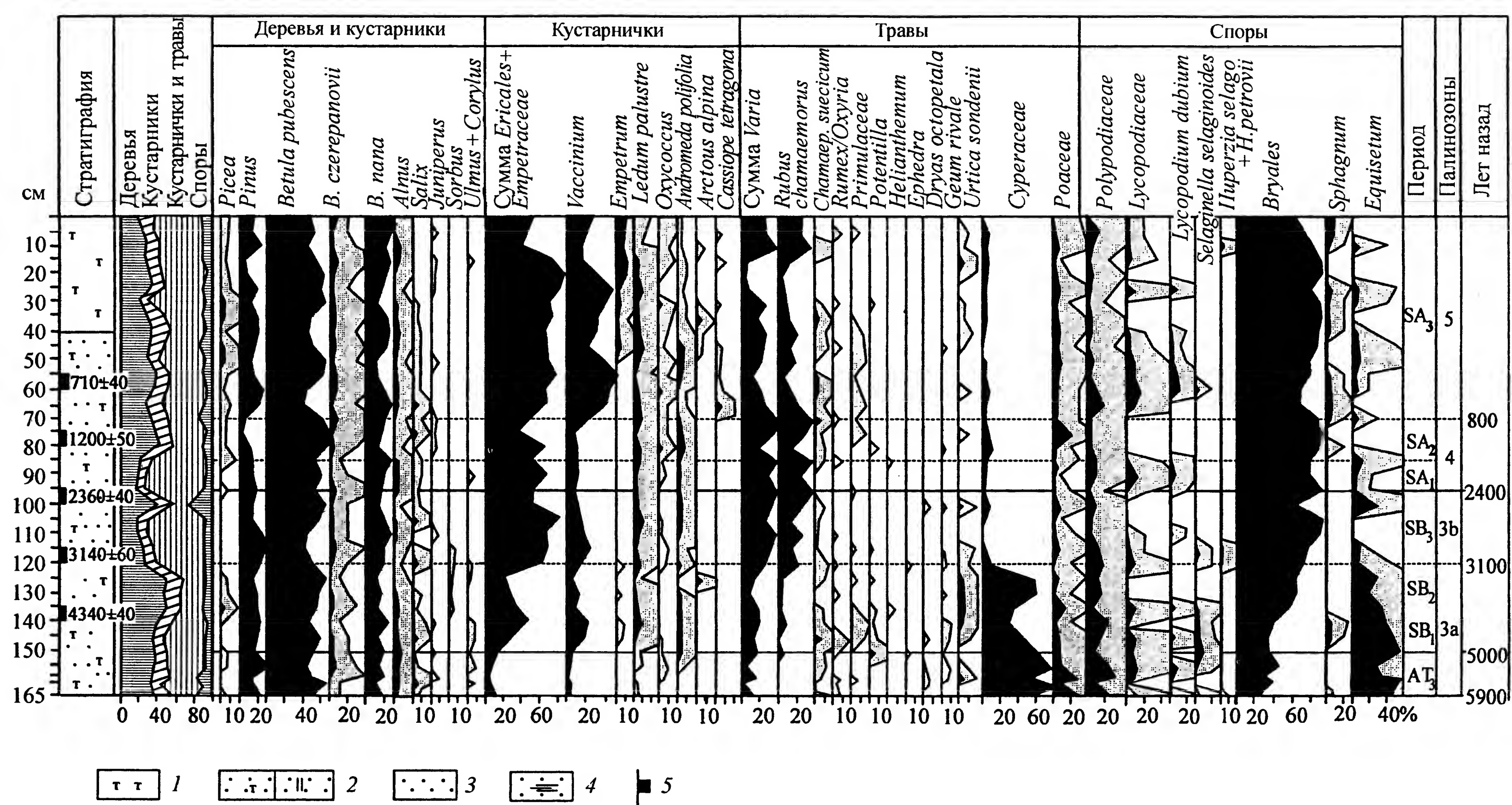



Рис. 5. Спорово-пыльцевавя диаграмма Александроское-1, скважина 11; аналитик Н. Б. Лаврова.

Условные обозначения те же. что и на рис. 2.

В целом эти 2 СПД, полученные на периферии и в центре болота, хорошо коррелируя между собой, различаются в отношении состава спектров (особенно *Selaginella selaginoides*) и концентрации в них пыльцы и спор. Отмечено, что в скважине 11, в которой отобран торф (0—100 см) и крупный перемытый песок (100—140 см), базальный слой датируется возрастом 6000, в скважине 12, где представлен только торф — примерно 5000 л. н. В общем составе 1-й СПД пыльцы деревьев немного, а в споровых спектрах преобладает *Selaginella selaginoides*; во 2-й — больше пыльцы деревьев, а в группе споровых спектров доминируют папоротники. Значительное количество спор плаунка на периферии болота (скважина 11), вероятно, является следствием постоянного поступления жестких грунтовых вод из-под склона кристаллического плато. Примечательно большое участие пыльцы видов *Chenopodiaceae* в базальных слоях разреза, связанное, скорее всего, с заселением открытых засоленных террас морского генезиса. В целом, дополняя друг друга, эти 2 диаграммы дают достаточно репрезентативное представление о характере накопления пыльцы и спор, а следовательно, и динамике палеорастительности.

Реконструкции палеорастительности основаны на обобщенной характеристике палинозон (ПЗ) 5 тундровых СПД (рис. 2—6; табл. 4—6) и опираются на серию конкретных SR-спектров (табл. 1, 2). При выделении ПЗ мы акцентировали внимание на особенностях не столько кривых пыльцы древесных растений, сколько кривых кустарничков и трав. ПЗ назывались по преобладающей пыльце и спорам, с выделением (жирный шрифт) доминирующих таксонов. В табл. 4 проведена корреляция 3 близких СПД, которые различаются возрастом базальных слоев отложений и отдельными локальными признаками. Но СПД Александровское-1 и 2 имеют настолько много отличий, определенных условиями формирования осадков, в связи с приуроченностью их к приморской полосе, вероятно расположенной в пределах влияния трансгрессий Баренцева моря, что пришлось первичную характеристику ПЗ приводить отдельно (табл. 5). Для облегчения дальнейшей корреляции всех СПД нумерация палинозон унифицирована. Как видно (табл. 4, 5), ПЗ не абсолютно синхронны, но достаточно близки по возрасту. Естественно, что в пределах своих регионов они имеют некоторую специфику, что будет подчеркнуто как при обобщающем описании ПЗ (табл. 6), так и при реконструкции растительности.

Далее приводится описание палинозон в соответствии с табл. 6.

ПЗ 1: *Betula* — *Ericales* — (*Lichenes*[5]) ($AT_2$ : 7000-6600 л. н.) выражена только в 2 придонных спектрах в СПД Верхнее Эйно, поэтому характеристика ее достаточно краткая. По соотношению пыльцы и спор в общем составе эту ПЗ можно было бы интерпретировать как тундровую, однако остаются некоторые сомнения (возможно, такой состав спектров был следствием преобладания тогда скальных, очень бедных местообитаний). Но о лесотундровом характере растительности этого времени свидетельствуют литературные данные. Так, в СПД из южной части п-ова Рыбачий (Кременецкий и др., 1998) в слоях этого возраста в общем составе преобладают деревья, в то же время — много ив. В нескольких СПД из самого севера Финляндии спектры этого возраста близки к лесотундровым (Hyvärinen, 1975; Vasari et al., 1996a).

Скорее всего, 7000—6600 л. н. наряду с лесотундровыми присутствовали и тундровые. Видимо, островные березовые травяные (папоротниковые) редколесья сочетались с кустарничково-лишайниковыми сообществами, которые перемежались с злаково-разнотравными заболоченными зарослями. Среди трав встречались виды семейств и родов *Asteraceae*, *Apiaceae*, *Filipendula*, *Saxifraga*, *Rumex*, *Poaceae*, *Cyperaceae*. Возраст нижней границы здесь чисто условный (7000 л. н.), поскольку более точно по фактическим данным его установить невозможно из-за слабой представленности ПЗ, а также из-за перемешивания осадков и перерывов в осадконакоплении.

---

[5] *Lichenes* поставлены в скобки, поскольку об их присутствии делается допуск, основанный на использовании метода актуализма, но, кроме того, об этом говорит и характер спектров, в которых не отмечены таксоны мохового яруса.

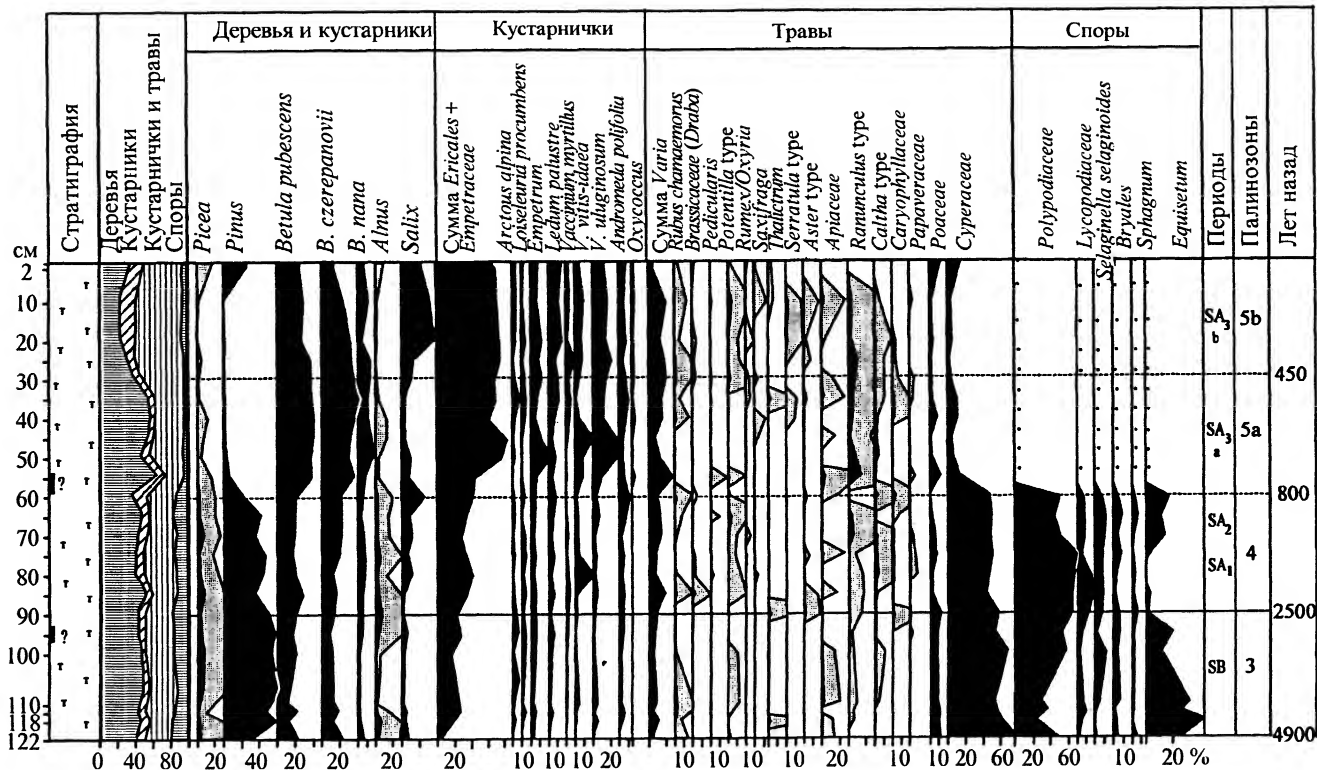



Рис. 6. Спорово-пыльцевая диаграмма Александровское-2, скважина 12; аналитик Н. Б. Лаврова.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

ТАБЛИЦА 4

Главные особенности спорово-пыльцевых комплексов выделенных палинозон СПД Верхнее Эйно (ВЭ), Ступенчатое (СТ) и Дальние Зеленцы (ДЗ)

| ПЗ | Зональный характер растительности | Комплексы пыльцы: деревьев и кустарников | Комплексы пыльцы: кустарничков и трав | Комплексы спор: трав и мхов | Период в СПД: ВЭ | Период в СПД: СТ | Период в СПД: ДЗ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | **Лесотундровый** | *Betula pubescens* | *Ericales, Poaceae* | *Polypodiaceae* | AT2a | — | — |
| 2 | То же | ***B. pubescens,*** *Pinus (Alnus)* | ***Ericales, Rubus chamaemorus*** | ***Lycopodiaceae,*** *Polypodiaceae, Bryales* | $AT_2b$ | — | — |
| 3 | » » | ***B. pubescens,*** *Pinus (Alnus)* | ***Ericales,*** *Varia* | ***Bryales,*** *Polypodiaceae* | $AT_3$ SB | — | — |
| 3a | » » | То же | ***Ericales,*** *Varia, Cyperaceae* | ***Bryales,*** *Polypodiaceae, Equisetum* | — | $AT_3$ $SB_{1-2}$ | — |
| 3b | » » | » » | ***Ericales, Varia, Rubus chamaemorus*** | ***Bryales,*** *Huperzia* | — | $SB_3$ | $SB_2$ $SB_3$ |
| 4 | **Тундровый** | ***Betula nana, Salix,*** *B. pubescens, Pinus* | ***Ericales, Rubus chamaemorus*** | ***Bryales*** | $SA_1$ | $SA_1$ $SA_2$ | $SA_1$ |
| 5 | » | ***B. nana,*** *B. pubescens, Pinus* | ***Vaccinium, Empetrum, Rubus chamaemorus*** | ***Lycopodiaceae,*** *Bryales* | $SA_2$ $SA_3$ | $SA_3$ | $SA_2$ $SA_3$ |

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6 жирным шрифтом выделены доминирующие таксоны, в скобках — таксоны растений, присутствующие в локальных сообществах.

ПЗ 2: *Betula pubescens* — (*Pinus*) — *Ericales* — *Lycopodiaceae* — *Bryales* ($AT_2$: 6600—6000 л. н.) отмечены СПД Верхнее Эйно и Александровское-1. Состав спектров позволяет говорить о сочетании доминирующих лесотундровых и второстепенных тундровых сообществ. Первые были приурочены к долинам стока и склонам гор, вторые — к их вершинам. В середине $AT_2$ в редкостойных березовых куртинах появилась сосна, вдоль рек — ольха серая, а в наземном ярусе — обильные кустарнички и морошка. В открытых зеленомошных тундрах доминировали плауны (*Lycopodium dubium*, *L. lagopus*, *Diphasiastrum alpinum*, *D. tristachium*) с незначительной примесью трав (*Polypodiaceae*, *Asteraceae*, *Filipendula*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*). Исходя из состава спектров можно предположить, что в это время было немного теплее, чем ранее и позже.

На узкой полосе побережья, расположенного в зоне влияния трансгрессий Баренцева моря, наряду с тундровыми встречались локальные сообщества из *Chenopodiaceae*, среди которых присутствовали виды-пионеры (*Chenopodium album*, *C. polyspermum*, *C. rubrum*, *Kochia laniflora*) и типичные галофиты (*Salicornia europaea*, *Atriplex nudicaulis*), а также растения из группы *Varia*: *Caryophyllaceae*, *Ranunculus*, *Saxifraga*, *Aster* (*tripolium*),[6] *Draba*, *Plantago* (*maritima*). На более высоких отметках, в неглубоких депрессиях, распространились березовые редколесья с папоротниками и бриевыми мхами в наземном покрове.

ПЗ 3: *Betula pubescens* — *Ericales* — *Bryales* ($AT_3$, SB: 6000—2500 л. н.) в целом характеризует зональную лесотундру. В таком виде присуща только СПД Верхнее

[6] В скобках указаны виды, наиболее вероятно присутствующие в данных экологических условиях.

ТАБЛИЦА 5

Главные особенности спорово-пыльцевых комплексов палинозон СПД Александровское-1 и 2

| ПЗ | Зональный характер растительности | Комплексы | | | Период | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | пыльцы | | спор | | |
| | | деревьев и кустарников | кустарничков и трав | трав и мхов | $A_1$ | $A_2$ |
| 1 | — | — | — | — | — | — |
| 2 | **Лесотундровый** | ***Betula pubescens*** *(Pinus)* | *Chenopodiaceae, Varia* | *Polypodiaceae, Bryales* | $AT_3$ | — |
| 3 | » | ***Betula pubescens, B. czerepanovi*** *(Pinus)* | *Ericales, Cyperaceae* | *Polypodiaceae, Equisetum* | — | SB |
| 3a | » | ***Betula pubescens,*** *B. czerepanovii, Salix (Pinus)* | *Varia, Cyperaceae* | *Polypodiaceae, Selaginella* | $SB_1$ | — |
| 3b | **Тундровый** | ***Salix, B. nana*** *(Betula pubescens, Pinus)* | ***Varia****, Cyperaceae* | *Selaginella, Polypodiaceae* | $SB_2$ | — |
| 3c | » | ***B. nana****, Salix (B. pubescens, Pinus)* | ***Ericales****, Cyperaceae* | *Selaginella, Polypodiaceae* | $SB_3$ | — |
| 4 | » | *Salix (Betula pubescens, Pinus, Picea)* | *Ericales, Cyperaceae* | *Polypodiaceae, Selaginella (Bryales)* | $SA_1$, $SA_2$ | $SA_1$, $SA_2$ |
| 5a | » | ***Salix, B. nana*** *(Betula pubescens, B. czerepanovii)* | ***Ericales****, Rubus chamaemorus, Varia* | *(Bryales, Lycopodiaceae)* | $SA_3$ a | $SA_3$ a |
| 5b | » | ***Salix, B. nana*** *B. czerepanovii* | ***Ericales****, Varia* | *(Bryales, Lycopodiaceae)* | $SA_3$ b | $SA_3$ b |

Эйно, в других же она имеет свои вариации. На южном побережье п-ова Рыбачий (СПД Верхнее Эйно), с 6000 до 2500 л. н., на всех плакорах преобладали березовые кустарничково-зеленомошные редколесья, в которых увеличилась роль *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Появились и болота, преимущественно топяные (осоковые, пушицевые), где уже встречались отдельные кочки или небольшие бугры. Тундровые сообщества (кустарничково- и ерниково-зеленомошные) также встречались, но, скорее всего, только на вершинах скалистых гряд и их северных склонах.

На материковой части побережья Баренцева моря (СПД Ступенчатое) в 1-й половине ПЗ (5000—3100 л. н.) отличия растительного покрова состояли лишь в присутствии *Polypodiaceae*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rumex*, *Oxyria*, *Primulaceae*, *Potentilla*, реже — *Helianthemum*, *Dryas octopetala*, *Lycopodium dubium*, *Ephedra*; во влажных местообитаниях — *Urtica sondenii*, *Geum rivale*, *Ledum palustre*, *Selaginella selaginoides*, а во 2-й половине ПЗ (3100—2500 л. н.) — в обилии *Rubus chamaemorus*. В этом же регионе СПД Дальние Зеленцы свидетельствует о наличии не только лесотундровых (березово-папоротниковых), но и своеобразных тундровых сообществ: ивово-травяных и плауново-лишайниковых. В последних присутствовали *Diphasiastrum alpinum*, *D. trystachium*, *D. complanatum*, *Lycopodium dubium*, *L. annotinum*, *L. clavatum*, *Huperzia selago* (*H. petrovii*) и разнообразные травы (*Papaveraceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Filipendula*), т. е. виды арктоальпийские и бореальные, псаммофиты и мезогидрофиты.

ТАБЛИЦА 6

Корреляция усредненных палинозон

| Географическая зона | СПД Ступенчатое, Дальние Зеленцы, В. Эйно (А) | | СПД Александровское-1 и 2 (Б) | | А | Б | А | Б |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | № | ПЗ | № | ПЗ | Период | | Возраст, л. н. | |
| Лесотундра | 1 | ***Betula pubescens — Ericales (Lichenes)*** | — | — | $AT_2$ | — | 7000—6600 | — |
| То же | 2 | ***B. pubescens — Ericales — Lycopodiaceae — Bryales (Lichenes)*** | — | — | $AT_2$ | — | 6600—6000 | — |
| » » | 3 | ***B. pubescens — Ericales — Bryales*** | 2 | ***B. pubescens — Bryales;*** *Polypodiaceae — Chenopodiaceaae* | $AT_3$ — SB | $AT_3$ | 6000—2500 | 6000—4900 |
| » » | — | — | 3a | ***B. pubescens — Salix — Bryales;*** *Polypodiaceae — Selaginella* | — | $SB_1$ | — | 4900—3800 |
| Тундра | — | — | 3b | ***Salix — B. nana — Varia;*** *Selaginella* | — | $SB_2$ | — | 3800—3400 |
| » | — | — | 3c | ***Betula nana — Ericales;*** *Polypodiaceae — Selaginella* | — | $SB_3$ | — | 3400—2500 |
| » | 4 | ***Betula nana — Salix — Ericales — Bryales*** | 4 | ***Betula nana — Salix — Bryales;*** *Selaginella* | $SA_1$, $SA_2$ | $SA_1$, $SA_2$ | 2500—1800 | 2500—800 |
| » | 5 | ***B. nana — Empetrum — Vaccinium — Lycopodiaceae*** | 5 | ***B. nana — Salix — Ericales*** | $SA_2$, $SA_3$ | $SA_3$ | 1800—0 | 800—0 |

Примечание. Синтаксоны зонального уровня показаны жирным шрифтом; остальное — элементы регионального уровня.

Растительность низких уровней побережья моря имела довольно существенные отличия от таковой, развивающейся на равнинах с более высокими гипсометрическими отметками. Реконструкции, основанные на СПД Александровское, свидетельствуют о распространении с 5000 до 3400 л. н. березовых редколесий с развитым травяным ярусом, сочетающихся с ивовыми зарослями, в которых обильно встречалась *Selaginella selaginoides*, а также некоторые травы (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Saxifraga*, *Draba*, *Thalictrum alpinum*).

С 3400 до 2500 л. н. описанные выше ивовые заросли становятся более редкими, их местообитания частично занимают ерниковые сообщества с примесью кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtyllus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Andromeda*) и с небольшим участием *Armeria* и *Botrychium boreale*.

Появились и болота, преимущественно топяные. Возраст их колеблется от 7500 (СПД Верхнее Эйно) до 5000 л. н. (СПД Александровское) и до 4000 л. н. (СПД Дальние Зеленцы). Для них были обычны осоково-вахтовые, пушицевые и пушицево-гипновые сообщества, в которых уже сформировался микрорельеф из кочек и бугров.

Судя по общему составу пыльцы и спор — это было несколько более холодное время, чем в $AT_2$.

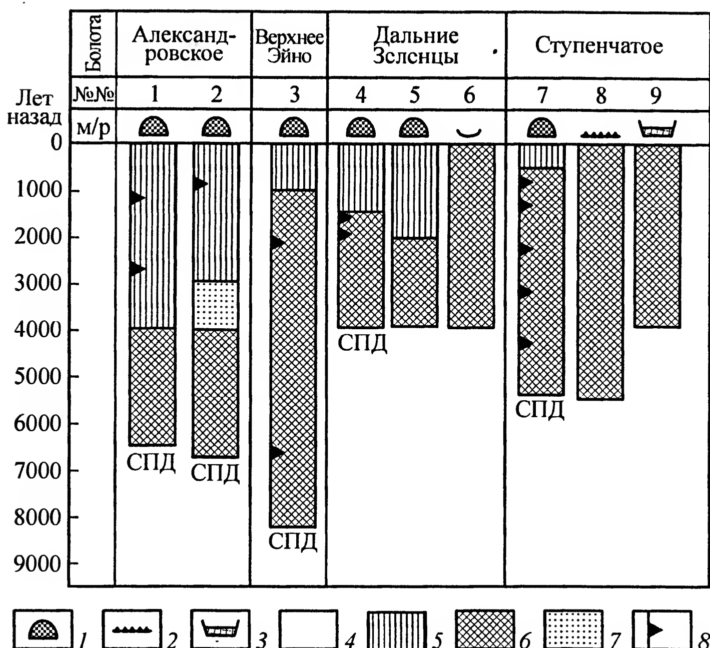



Рис. 7. Корреляция спорово-пыльцевой диаграммы (СПД) тундры.

*1—4* — элементы микрорельефа: *1* — бугры, *2* — ковры, *3* — озерки, *4* — мочажины (топи); *5—7* — стратиграфия разрезов: *5* — торф кустарничковый, формируемый под буграми, *6* — торф мочажинный, *7* — прослойки песка в торфе, *8* — радиоуглеродная датировка, привязанная к шкале времени, лет назад (слева).

ПЗ 4: *Betula nana — Ericales — Bryales* ($SA_1$: 2500—1800 л. н.) представлена в СПД Верхнее Эйно, Дальние Зеленцы, или ПЗ: *Betula — Salix — Selaginella — Bryales* ($SA_2$: 2500—800 л. н.) в СПД Ступенчатое, Александровское-1 и 2. Основное отличие двух последних состоит в значительном присутствии *Salix* и *Selaginella*; а бóльшая часть пыльцы древесной березы и сосны, несомненно, была заносной. Зональная растительность претерпела довольно значительные перемены. В начале SA климат становится несколько холоднее и суше, в результате чего увеличилась роль кустарничков и морошки, уменьшились количество и разнообразие трав. Господствовали кустарничковые и ерниковые тундры, в которых присутствовали *Chamaepericlymenum suecicum*, *Urtica sondenii*, *Saxifraga foliolosa*, *Pedicularis*, *Aster*, *Scrophulariaceae*. Значительно бóльшее обилие трав было присуще прибрежным сообществам (СПД Александровское). Кроме отмеченных выше встречались *Draba*, *Rumex*, *Oxyria*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla*, *Ranunculus*, *Caltha*, *Sibbaldia*, *Polygonum bistorta*, *Armeria*, *Cichoriaceae*, *Rosaceae*.

Болота распространились по всей территории тундры, причем на большинстве их происходило формирование бугристо-топяных комплексов, в буграх которых уже имела место вечная мерзлота.

ПЗ 5: *Betula nana — Empetrum — Vaccinium — Lycopodiaceae* ($SA_2$, $SA_3$: 1800—настоящее время) — СПД Верхнее Эйно и Дальние Зеленцы или ($SA_3$: 800—0 л. н.) — СПД Ступенчатое, Александровское-1 и 2. Особенно заметно возросла роль *Betula nana*, а часто — кустарничков (*Vaccinium*, *Empetrum*) и *Rubus chamaemorus*. Во время малого климатического оптимума (1000 л. н.) стало несколько теплее и увеличилась роль *Chamaepericlymenum suecicum* и кустарников (*Alnus*, *Salix*), а конец $SA_3$ отличается самым большим присутствием тундровых видов: *Arctous alpina*, *Cassiope tetragona*, *Loiseleuria procumbens*, *Lycopodium dubium*. Среди *Varia* чаще всего встречались виды семейств *Ranunculaceae*, *Primulaceae*, *Potentilla*.

Доминирующими, несомненно, были тундровые ценозы из кустарничков, ив и ерника с примесью морошки и различных видов гипоарктических трав. Преобладали ерниковые и ивовые тундры (зеленомошные и лишайниковые), а по долинам рек встречались заросли ольхи и небольшие пушицево-осоковые и хвощевые болота.

Для сравнения в графическом варианте (рис. 7) показаны схемы всех разрезов тундры, обеспеченных СПД и радиоуглеродными датами. Кроме того, приведены стратиграфические разрезы с тех же болот, возраст которых рассчитан по приросту торфа. Как видно, в своем развитии они почти абсолютно синхронны, различаясь лишь временем начала возникновения болот, а значит и формированием спорово-пыльцевых спектров.

## Заключение

Серия методов и подходов, использованная при палинологическом анализе и синтезе данных, позволила объективизировать реконструкцию палеорастительности и установить тренды ее развития. Дальний занос пыльцы древесных растений, особенно сосны и березы, искажают адекватность общего состава групп пыльцы и спор с современной растительностью. Некоторое повышение количества пыльцы сосны во время климатического оптимума свидетельствует не о распространении сосновых лесов, а о приближении их северной границы к регионам исследования. На это указывают данные субрецентных спектров. Наибольшую значимость для оценки тундровых СПД имеют пыльца кустарников (*Betula czerepanovii*, *B. nana*, *Salix*) и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Cassiope tetragona*, *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Empetrum*), а также *Rubus chamaemorus*. Существенное увеличение пыльцы кустарничков приходится на конец суббореального и субатлантический периоды. Тогда же большую роль приобретают арктоальпийские и гипоарктические виды: *Dryas octopetala*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rumex*, *Oxyria*, *Saxifraga foliolosa*, *S. oppositifolia*, *Thalictrum alpinum*, *Urtica sondenii*, виды сем. *Papaveraceae*. Ранним, по возрасту, палинозонам присущи более обильные и разнообразные плауны, а средним — разнотравье, с увеличением количества пыльцы арктоальпийских и гипоарктических видов в конце SA. В условиях обильного выклинивания богатых грунтовых вод, в SB и первой половине SA, отмечены в массовом количестве споры *Selaginella selaginoides*. На основании фактического материала получено детальное и обобщенное представление о сменах палеорастительности. Для территории современной тундры обобщенная схема (примерно на уровне формаций) имеет следующий вид: 7000—6000 л. н.: **лесотундра** березовая кустарничково-лишайниковая и горная тундра ⇒ 6000—3800 л. н.: **лесотундра** березовая кустарничково-зеленомошная ⇒ 3800—настоящее время: **тундра** ерниково-(кустарничково)-зеленомошная и лишайниковая. Показано, что на уровне тундровой зоны, в ее географическом понятии, смены растительности имели близкий характер, что видно на примере цокольных равнин с частыми выходами коренных пород на поверхность. Но на равнинах морского генезиса в атлантическом периоде преобладали березово-травяные редколесья и ивовые заросли, а в суббореальном — кустарничково-разнотравные тундры (с папоротниками, разнотравьем или плаунами). Таким образом, таежные хвойные леса даже во время климатического оптимума не проникали в зону тундры (в современном ее очертании). И лишь в наиболее благоприятных местообитаниях (равнины морского генезиса или склоны гряд южной экспозиции) могли формироваться фрагменты низкорослых разреженных сосново-березовых лесов.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-48736) и проекта «Интеграция» № 639.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Атлас* Мурманской области. М., 1971. 33 с.

*Геоботаническое* районирование Нечерноземья европейской части СССР / Под ред. В. Д. Александровой, Т. К. Юрковской. Л., 1989. 63 с.

*Елина Г. А., Лебедева Р. М.* Голоценовая динамика ландшафтных зон Северо-Запада европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 148—154.

*Елина Г. А., Арсланов Х. А., Климанов В. А., Усова Л. И.* Растительность и климатохронология голоцена Ловозерской равнины Кольского полуострова (по спорово-пыльцевым диаграммам бугристого болота) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 1—16.

*Елина Г. А., Филимонова Л. В.* Динамика растительности и границы «тундра—тайга» в голоцене на северо-западе Кольского полуострова // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 34—55.

*Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К.* Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии. (Палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.

*Каган Л. Я., Кошечкин Б. И., Лебедева Р. М.* Кольский полуостров // История озер восточно-европейской равнины. СПб., 1992. С. 20—35.

*Кременецкий К. В., Патык-Кара Н. Г., Горячкин С. В.* Палиностратиграфия и геохронология голоценовых озерно-болотных отложений Кольского полуострова в голоцене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1998. Т. 6. № 3. С. 87—96.

*Кренке А. Н., Федорова Р. В.* Пыльца и споры на поверхности ледников Земли Франца-Иосифа. М., 1961. С. 57—60.

*Лебедева Р. М.* Палинологические уровни в голоценовых отложениях Кольского полуострова и их абсолютная хронология // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Севера европейской части СССР. Петрозаводск, 1977. С. 34—39.

*Лебедева Р. М.* К истории ландшафтов Кольского полуострова в голоцене // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1983. Вып. 11. Физическая география. С. 8—11.

*Лебедева Р. М.* История развития растительности северо-востока Балтийского щита в антропогене // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1984. Вып. 12. С. 25—29.

*Лебедева Р. М.* Основные этапы развития растительности и климата на Кольском полуострове в голоцене // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 2. С. 124—125.

*Малясова Е. С.* Результаты применения метода спорово-пыльцевого анализа для стратиграфического расчленения четвертичных отложений Кольского полуострова, Карелии и Карельского перешейка // Сб. по палеогеографии и стратиграфии четвертичных и третичных отложений. Л., 1960. Вып. 2. С. 42—91.

*Малясова Е. С.* Формирование спорово-пыльцевых спектров в современных осадках // Основные проблемы палеогеографии позднего кайнозоя Арктики. Л., 1983. С. 143—195.

*Малясова Е. С., Новиков С. М., Усова Л. И.* Динамика торфонакопления и процесс образования бугристых болот Западной Сибири // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1227—1238.

*Новиков С. М., Усова Л. И., Арсланов Х. А., Козарева М. Г., Малясова Е. С.* Генезис и возраст бугристых болот Западно-Сибирской равнины // Изотопные и геохимические методы в биологии, геологии и археологии. Тез. докл. Тарту, 1981. С. 87—91.

*Новиков С. М., Усова Л. И.* Генезис бугристых болот Западной Сибири // Тр. ГГИ. 1983. Вып. 303. С. 11—16.

*Пыльца* и споры растений флоры европейской части СССР. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Л., 1972. Т. 1. С. 1—171.

*Пыльца* двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Л., 1978. 184 с.

*Пьявченко Н. И.* Бугристые торфяники. М., 1955. 278 с.

*Споры* папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Л., 1983. 208 с.

*Сурова Т. Г.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры ледниковых районов Шпицбергена // Матер. гляциологических исследований: Хроника, Обсуждения. М., 1981. Вып. 43. С. 157—160.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

*Hicks S.* Modern pollen rain in Finnish Lapland investigated by analysis of sure ace moss samples // New Phytol. 1977. N 78. P. 715—734.

*Hicks S.* Present and past pollen records of Lapland forest // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 82. P. 17—35.

*Hyvärinen H.* Absolute and relative pollen diagrams from northernmost Fennoscandia // Fennia. Helsinki. 1975. Vol. 142. P. 5—23.
*Hyvärinen H.* Flandrian pollen deposition rates and tree-line history in northern Fennoscandia // Boreas. 1976. Vol. 5. P. 163—175.
*Hyvärinen H.* Holocene pollen history of the Alta area, an isolated pine forest north of the general pine forest region in Fennoscandia // Ecology Mediterranea. T. XI. (Fascicule I). 1985. P. 69—71.
*Hyvärinen H.* Holocene pine and birch limits near Kilpisjarvi, Western Finnish Lapland: pollen stratigraphical evidence // Palaeoklimaforschung. 1993. Vol. 9. P. 19—27.
*Hyvärinen H., Alhonen P.* Holocene lake-level changes in the Fennoscandian tree-line region, western Finnish Lapland: diatom and cladoceran evidence // The Holocene. 1994. Vol. 3. N 4. P. 251—258.
*Hyvärinen H., Mäkelä E.* Parallel trends of Holocene tree-line changes lake and mire development in northwestern Finnish Lapland // Palaeoklimaforschung — Palaeoklimate Research. 1996. Vol. 20. P. 293—300.
*Lebedeva R. M.* Stages of peat formation in the woodland zone of the Kola Peninsula during the Holocene // Palaeohydrology of the temperate zone. 3. Mires and Lakes. Tallinn, 1987. P. 38—52.
*Mäkelä E., Sarmaja-Korionen K., Hyvärinen H.* Holocene forest history of the Pöyrisjärvi area north of the coniferous tree-line in western Finnish Lapland: a pollen stratigraphical study // Bull. Geol. Soc. Finland. 1994. Vol. 66. Pt 2. P. 81—94.
*Moe D., Vorren K.-D., Alm T., Fimreite S.* et al. Norway // Palaeoecological events during the last 5000 years. J. Wiley, Sons. 1996. P. 153—214.
*Pavlova Y. Y., Dorozhkina M. V., Devyatova E. I.* Paleoclimate and Environmental Development of Churozero Region (Kola Peninsula) in the Pleistocene and Holocene // Палеоклиматы и эволюция палеогеографических обстановок в геологической истории Земли. Тез. док. Петрозаводск, 1998. 70 с.
*Pollen* analysis, second edition. Ed. P. D. Moore, J. A. Webb, M. E. Collinson. Blackwell Scientific Publication. Oxford, 1991. 216 p.
*Rikkinen K.* Man at the timberline: life on the Kola Peninsula in the 1880's // Fennia. 1981. Vol. 159. N 1. P. 201—207.
*The Northwest* European Pollen Flora. Amsterdam, 1976. Vol. 1. *Papaveraceae*: P. 250—255; Amsterdam, 1980. Vol. 2. *Saxifraga*: P. 46—57; *Gentiana*: P. 112—113; Amsterdam, 1984. Vol. 4. *Urtica*: P. 40—41; Amsterdam, 1988. Vol. 5. *Polygonaceae, Rumex*: P. 111—145; Amsterdam, 1991. Vol. 6. *Ranunculus*: P. 205—233.
*Seppä H.* Post-glacial dynamics of vegetation and tree-lines in the north of Fennoscandia // Geographical Society of Finland. Helsinki, 1996. 96 p.
*Tikkanen T.* Kasviplanktopos. Helsinki, 1986. 278 p.
*Vasari Y.* The vegetation of Northern Finland — past and present // Inter-Nord, 13—14. 1974. P. 99—118.
*Vasari Y., Gluckert G., Hyvärinen H.* et al. Finland // Palaeoecological events during the last 15 000 years. Wyley, 1996a. P. 281—352.
*Vasari Y., Tonkov S., Vasari A., Nikolova A.* The Late-quaternary history of the vegetation and flora northeastern Finland in the light of a re-investigation of Aapalampi in Salla // Aquilo. Ser. Botanica. 1996b. T. 36. Oulu. P. 27—41.

## SUMMARY

From the viewpoint of palynology, the tundra zone of Kola Peninsula, as compared to its other zones, was poorly studied until recently, and methodical aspects of pollen-spore diagram timing, reconstructions of palaeovegetation and trends of its development were scarcely developed. Original methodical approaches allowed us to interpret more accurately the results based upon 5 pollen-spore diagrams, 15 radiocarbon datings and 5 sub-recent spectra. In generalized form the principles of palaeovegetation successions can be presented as the following scheme: 7000—6000 years ago: sparse birch — dwarf shrub — lichen **forest-tundra** and mountain tundra → 6000—3800 years ago: sparse birch — dwarf shrub — green moss **forest-tundra** → 3800 years ago — up to the present: dwarf birch (dwarf shrub) — green moss and lichen **tundra.** Thus, it has been shown that even under the climatic optimum taiga coniferous forests did not penetrate into the tundra zone (in its present boundaries).

УДК 581.3:582

© Л. И. Абрамова, Н. А. Авалкина, Е. А. Голубева,
З. С. Пыженкова, И. Н. Голубовская

# ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ МУТАЦИИ mac1 У *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

L. I. ABRAMOVA, N. A. AVALKINA, E. A. GOLUBEVA, Z. S. PYZHENKOVA, I. N. GOLUBOVSKAYA. EMBRYOLOGICAL EFFECT OF THE mac1 MUTATION IN *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
С.-Петербург
Поступила 16.06.2000

Описаны нарушения эмбриологического развития в пыльниках и семяпочках кукурузы, вызываемые мутацией mac1. Обсуждаются возможности использования полученных результатов для выяснения некоторых вопросов эволюции генеративных органов покрытосеменных растений.
Ключевые слова: *Zea mays*, пыльник, семяпочка, mac1 мутация, археспорий, интегументы.

Изучению развития генеративных органов представителей сем. *Poaceae*, и в частности *Zea mays* L., посвящен ряд работ (Randolph, 1936; Cooper, 1937; Carniel, 1961; Moss, Heslop-Harrison, 1967; Модилевский и др., 1968; Батыгина, 1987; Sheridan et al., 1996, 1999). Световые, электронно-микроскопические и цитохимические исследования позволили составить детальные описания морфологических и цитологических изменений, которыми характеризуются процессы микро- и макроспорогенеза. Но если в отношении решения вопросов клеточной биологии споро- и гаметогенеза достигнут значительный прогресс (Магешвари, 1954; Davis, 1966; Модилевский и др., 1968; Поддубная-Арнольди, 1976; Резникова, 1984; Батыгина, 1987; Боумэн, 1990; Бхандари, 1990; Фавр-Дюшартр, 1990, и др.), то в значительно меньшей степени эмбриология продвинулась в выяснении природы начальных событий в преобразовании премейотических спорообразующих клеток и генов, контролирующих образование археспория в пыльниках и семяпочках покрытосеменных растений.

Изучение фенотипического проявления мейотических мутаций может стать одним из ключей к решению этих важных эмбриологических задач. Полученные данные представляют интерес и для таксономистов, так как дают дополнительную информацию о возможных путях развития генеративных органов покрытосеменных растений. Структурные преобразования, вызванные определенной мутацией, — ценный материал как для генетиков, так и для эволюционных морфологов, поскольку «в результате нарушения обычного хода развития пробуждаются и осуществляются все те возможности развития, которые в нормальном онтогенезе находятся в скованном или нейтрализованном состоянии» (Тахтаджян, 1954:157), т. е. потенциальные возможности организма (Синнот, 1963).

В 1992 г. И. Н. Голубовской (Golubovskaya et al., 1993) была выделена мутация кукурузы mac1 (multiple archesporial cells). Растения мутанты имели недоразвитые пыльники. Эмбриологическое выражение этой мутации в мегаспорогенезе было описано по результатам исследования выделенных мегаспороцитов, зрелых зародышевых мешков и продольных срезов семяпочки (Sheridan et al., 1996). В дальнейшем

было обнаружено влияние мутантного гена на развитие микроспорангия (Sheridan et al., 1999), в котором микроспороциты останавливались в развитии на стадии профазы I мейоза.

В пыльниках мутантных растений в отличие от пыльников нормальных растений под эпидермисом относительно четко формировался только один, реже два слоя недифференцированной ткани, окружавших массу хаотично расположенных клеток разного размера и формы, среди которых выделялись своей величиной и крупными ядрами мейоциты. Наблюдалось аномальное для пыльников злаков расположение мейоцитов и отлагающихся на них каллозных образований.

Семяпочки мутантных растений содержали многочисленные материнские клетки мегаспор, а в дальнейшем и зародышевые мешки на разной стадии развития, которые располагались непосредственно под эпидермисом нуцеллуса, не образующем нуцеллярного колпачка.

Для выяснения природы эмбриологических нарушений, обнаруженных у мутантных растений, необходимо было изучить ход онтогенеза у пыльников и семяпочек, чтобы выяснить стадию, на которой происходит сбой нормального развития, а также его цитологическое выражение.

## Материал и методы

В качестве материала использовали метелки и початки кукурузы, взятые из растений, представляющих собой потомство одной семьи (сибсов), несущей ген mac1. Отбор материала начинали с ранней стадии развития генеративных органов и проводили до образования в метелках пыльников с мейоцитами на стадии профаза I, а в початках — до формирования зародышевых мешков. На каждом растении оставляли часть неповрежденной метелки для того, чтобы она дошла до цветения и можно было определить нормальные растения (пыльники с нормально сформированной пыльцой) и мутантные (неразвитые пыльники). С учетом этих определений из ранее слепо зафиксированного материала отбирали пробы нормальных и мутантных образцов. Фиксации повторяли в течение трех полевых сезонов. За это время исследовали 8 нормальных растений и 16 мутантных.

Материал для приготовления срезов фиксировали в FAA фиксаторе (40 % формальдегид, ледяная уксусная кислота, 50 % спирт в соотношении 5 : 5 : 90), заключали в смолу с обезвоживанием, как для электронно-микроскопических исследований. Срезы делали на ультрамикротоме и окрашивали водным раствором толуидинового синего. Ядра, ядрышки, фигуры деления и клеточные стенки были фиолетово-синими, а каллоза темно-синей.

Этот же фиксированный материал использовали для выделения из семяпочек спорогенных клеток, тетрад мегаспор и зародышевых мешков.

Фотографировали на микроскопе JENAVAL микрофотонасадкой МНФ-12 на пленку микрат.

## Результаты и обсуждение

У цветковых растений в пыльниках и в семяпочках клетки, составляющие археспорий, образуются из слоя клеток, расположенных непосредственно под эпидермисом пыльника или зачатка семяпочки, но развитие в них микро- и мегаспороцитов идет различными путями. У кукурузы в каждом гнезде пыльника многочисленные археспориальные клетки подвергаются серии митотических делений перед образованием микроспороцитов. В семяпочке образуется только одна археспориальная клетка, которая увеличивается в размерах и дифференцируется в мегаспороцит. В связи с вышесказанными различиями возникает необходимость рассматривать отдельно развитие мужских и женских генеративных органов кукурузы.

**Развитие пыльника.** Отклонения, происходящие в ходе онтогенеза в пыльнике mac1 мутантных растений, можно обнаружить только при сравнении этого процесса с аналогичным процессом развития пыльника у нормальных растений. Известно, что формирование стенки пыльника у кукурузы происходит по типу однодольных.

При отборе материала для получения последовательных стадий развития пыльника мы ориентировались на характер морфогенеза закладывающихся органов цветка (Модилевский и др., 1968).

Развитие пыльников у нормальных растений кукурузы было прослежено на серии поперечных срезов. На ранних этапах развития тычиночный бугорок состоит из однородных меристематических клеток, окруженных эпидермисом. После того как наметились признаки дифференциации его на тычиночную нить и пыльник, в субэпидермальном слое начинают образовываться археспориальные клетки (табл. I, *1*). Формирование слоев стенки пыльника и появление спорогенных клеток коррелируют с началом четкого разграничения короткой тычиночной нити и пыльника. В это время в результате переклинальных делений археспориальных клеток в сторону эпидермиса откладывается наружный слой первичных париетальных клеток, а к центру гнезда — внутренний слой археспориальных клеток. Позже клетки первичного париетального слоя делятся опять периклинально, образуя эндотеций и вторичный париетальный слой (табл. I, *2*), который вновь делится периклинально, формируя средний слой, примыкающий к эндотецию, и тапетальный слой, обращенный к центру гнезда пыльника (табл. I, *3*). Все слои по мере своего образования, дифференциации и в связи с ростом пыльника делятся антиклинально. При этом клетки эндотеция и среднего слоя несколько растягиваются параллельно поверхности пыльника, обеспечивая увеличение размера гнезда пыльника.

Археспориальные (спорогенные) клетки, находящиеся в центральной части гнезда пыльника, подвергаются митотическим делениям, которые прекращаются после окончательного формирования всех слоев стенки пыльника (Moss, Heslop-Harrison, 1967). В результате этих делений в каждом гнезде пыльника число археспориальных клеток увеличивается и на срезах можно видеть до 5 спорогенных клеток, дифференцирующихся в микроспороциты.

Гнездо нормально сформированного пыльника кукурузы на стадии профазы I мейоза окружено 4 слоями, каждый из которых выполняет свою функцию и различается по форме клеток и характеру цитоплазмы и ядра (табл. I, *4*). Снаружи расположен эпидермис, под ним — эндотеций, затем средний слой и, наконец, тапетум, примыкающий к микроспороцитам. Эндотеций и средний слой представлены ровными, вытянутыми в периклинальном плане (параллельно стенке пыльника) клетками с небольшими ядрами и светлой цитоплазмой. Клетки тапетума к началу мейоза двуядерные, характерной палисадной формы, с густо окрашенной цитоплазмой и довольно крупными ядрами. Микроспороциты на стадии профазы I мейоза округляются, но за счет отложившейся на их стенках каллозы имеют на поперечном срезе треугольную форму с массивным каллозным гребнем, обращенным внутрь гнезда пыльника (Романов, 1970).

Развитие пыльника у мутантных растений mac1 начинается аналогичным образом (табл. II, *1*), затем археспориальные клетки многократно делятся пери- и антиклинально (табл. II, *2*). Каждый раз, когда происходит деление археспориальных клеток в периклинальном направлении, в сторону эпидермиса откладывается ряд клеток (табл. II, *2, 3*). Однако цикличность периклинальных и антиклинальных делений, характерная для развития стенки пыльника нормального растения, у мутанта mac1 отсутствует. Поэтому под эпидермисом образуется только первый, более четко отграниченный от остальных, ряд клеток, который, как правило, не делится в периклинальном направлении и не дифференцируется ни в один из типичных для стенки пыльника слоев. Таким образом, можно сказать, что увеличение толщины стенки пыльника у mac1 происходит только за счет делений археспориальных клеток. При этом клетки, оказавшиеся ближе к эпидермису, уплощаются и растягиваются параллельно поверхности пыльника, образуя некоторое подобие рядов, число кото-

рых на разных сторонах стенки пыльника варьирует от 3 до 6. После прекращения митотических делений археспориальные клетки дифференцируются в микроспороциты, которые различаются и размерами, и формой. Кроме того, они более многочисленны, чем это типично для нормальных пыльников, и характеризуются полным отсутствием правильной ориентации в гнезде пыльника и беспорядочным отложением каллозы как в центре гнезда, так и по периферии (табл. II, *4*). После стадии ранней профазы I микроспороциты прекращают дальнейшее развитие, а ткани пыльника дегенерируют.

**Развитие семяпочки.** Изучение развития семяпочки кукурузы проведено на серии продольных срезов. Оно начато со стадии заложения семязачатка в виде полушаровидного бугорка, состоящего из однородных меристематических клеток. Ранние этапы его роста и развития проходят сходным образом у нормальных и мутантных растений. Увеличение размера зачатка происходит за счет антиклинальных делений клеток наружного слоя, образующего эпидермис, и периклинальных делений клеток, лежащих под ним. По мере роста бугорок превращается в центральную часть семяпочки — нуцеллус.

В зачатке семяпочки нормального растения под эпидермисом, вблизи вершины, дифференцируется более крупная клетка с большим ядром, представляющая собой клетку археспория (табл. III, *1*). Морфологические преобразования в семяпочке тесно связаны с развитием спорогенной ткани. С возникновением археспориальной клетки наблюдается усиление меристематической активности в районе эпидермиса и происходит заложение зачатка внутреннего интегумента посредством периклинальных делений примерно на уровне археспориальной клетки на адаксиальной стороне семяпочки. Позже археспориальная клетка дифференцируется в материнскую клетку мегаспоры (МКМ), выделяющуюся своими размерами и характерной формой, с более широкой верхней стенкой и преобладанием длины над шириной (табл. III, *2, 3*). Примерно в то же время семяпочка начинает поворачиваться к базальной части завязи. На этом этапе нуцеллус представлен материнской клеткой мегаспоры, лежащей под однослойным эпидермисом и окруженной довольно крупными клетками с большими ядрами. Сходные картины наблюдались у других объектов (Cooper, 1937; Кордюм, 1978). Внутренний интегумент имеет вид односторонне развитого валика, поскольку на абаксиальной стороне он только начинает закладываться (табл. III, *2*).

На более поздней стадии развития, когда мегаспороцит вступает в профазу I мейоза, наблюдается отложение камозы и начинают периклинально делиться клетки эпидермиса верхушки нуцеллуса (табл. III, *4*), в результате чего закладывается нуцеллярный колпачок, который формируется окончательно на стадии зародышевого мешка. Клетки, окружающие мегаспороцит, тоже делятся периклинально, образуя в некоторых случаях ряды. На стадии поздней профазы весь мейоцит имеет оболочку из каллозы.

Ко времени формирования зародышевого мешка интенсивный рост клеток внутреннего интегумента ведет к смыканию его краев над верхушкой нуцеллуса и к образованию микропиле. При этом оба интегумента семяпочки кукурузы оказываются асимметричными, что обусловлено разными сроками их закладки и разной скоростью роста, развития и растягивания клеток на абаксиальной и адаксиальной сторонах семяпочки. Возможно, асимметричность связана также с типом семяпочки кукурузы и степенью ее поворота к основанию завязи, так как и наружный, и внутренний интегументы на абаксиальной стороне испытывают сдавливание, будучи зажаты между стенкой завязи и нуцеллусом.

Наружный интегумент так и остается короче внутреннего и участия в формировании микропиле не принимает. Интегументы не срастаются, но тесно прилегают друг к другу.

Бугорок или клювик на наружном интегументе, образующийся в районе смыкания краев плодолистика и отмеченный рядом исследователей (Randolf, 1936; Cooper, 1937; Модилевский и др., 1968), представляет, на наш взгляд, складку ткани

интегумента, как бы втянутую в отверстие канала. Такую же складку можно наблюдать у внутреннего интегумента, пока его не перекроет растущий наружный.

Развитие семяпочки у мутантного растения mac1 начинается с возникновения меристематического бугорка и на этой стадии ничем не отличается от нормы. Но после прекращения митотических делений в субэпидермальном слое зачатка семяпочки развитие мегаспороцита начинает идти по другому пути. Все клетки, образовавшиеся в зоне бугорка, дифференцируются в археспориальные — квадратной формы и одинакового размера (табл. IV, *1*). На более поздней стадии эти клетки увеличиваются в объеме и дифференцируются в материнские клетки мегаспор (табл. IV, *2*). Различие в темпах роста и дифференциации археспориальных клеток приводит к образованию комплекса спорогенных клеток разной стадии развития (табл. IV, *3*).

Метод тотального выделения мегаспороцитов позволяет установить общее число спорогенных клеток, которое образуется в отдельных семяпочках. Проведенный анализ показал, что оно колеблется от 3 до 21. Клетки находятся на разной стадии развития, включая все фазы мейоза и зародышевые мешки.

Внутренний интегумент (табл. IV, *4*) оказывается более развит на адаксиальной стороне семяпочки и только начинает закладываться на ее абаксиальной стороне. У семяпочек с мегаспороцитами на стадии профазы I мейоза эпидермис нуцеллуса однослойный, внутренний интегумент частично окружает нуцеллус, а зачаток наружного закладывается на адаксиальной стороне семяпочки посредством периклинальных делений клеток в эпидермисе. Мегаспороциты имеют не характерную для них форму и неправильное распределение каллозной оболочки.

В семяпочках со зрелыми зародышевыми мешками эпидермис нуцеллуса остается однослойным. Это хорошо видно как на срезах, так и на вычлененных семяпочках. Всего просмотрено 140 вычлененных семяпочек. В развитии интегументов наблюдаются нарушения. Внутренний интегумент, а именно его часть, образовавшаяся на адаксиальной стороне семяпочки, более активно растущая и к этому моменту охватывающая больший объем нуцеллуса, начинает дегенерировать. Клетки вытягиваются в длину, но при этом начинают съеживаться и теряют жизнеспособность. Поэтому края внутреннего интегумента не смыкаются, микропиле не образуется. Наружный интегумент остается в виде валика, доходящего примерно до середины нуцеллуса, его абаксиальная сторона оказывается на значительном протяжении сросшейся с внутренним интегументом (табл. IV, *5*).

Наши наблюдения не обнаружили существенных отличий в онтогенезе пыльника и семяпочки у изученных нормальных растений кукурузы по сравнению с описаниями этого процесса, приводимыми другими авторами (Randolph, 1936; Cooper, 1937; Carniel, 1961; Модилевский и др., 1968; Батыгина, 1987). Образование слоев стенки пыльника шло в центростремительном направлении (Carniel, 1961) по типу однодольных.

Развитие семяпочки в норме характеризовалось всеми признаками, типичными для представителей сем. *Poaceae* (Савченко, Комар, 1965; Боумэн, 1990).

Изучение стадий развития генеративных органов у мутантных растений показало, что мутация mac1 вызвала в пыльнике отклонения от нормального развития, выразившиеся в отсутствии образования слоев стенки пыльника, неограниченном увеличении числа митотических делений археспориальных клеток, приводящем к образованию их в избыточном количестве, неправильном распределении каллозы на стенках мейоцитов и дегенерации мейоцитов на стадии профазы I.

В семяпочке влияние мутантного гена вызвало нарушение в развитии нуцеллярного колпачка (отсутствие периклинальных делений в эпидермисе нуцеллуса) и образование множественных мегаспороцитов, часть из которых развивалась нормально, а часть не доходила до конечной фазы развития, а также разрушение клеток той доли внутреннего интегумента, которая должна была принять участие в формировании микропиле.

Сбой в развитии микро- и мегаспорангиев происходит на довольно ранней стадии. В пыльнике это случается на этапе первых делений в субэпидермальном слое.

Археспориальные клетки после первого периклинального деления, характерного и для развития пыльника нормальных растений, продолжают делиться как в антиклинальном, так и в периклинальном направлениях. Отсутствующая при этом цикличность клеточных делений приводит к довольно хаотичному расположению основной массы клеток в гнезде пыльника. В семяпочке нарушение заключается в образовании в субэпидермальном слое нуцеллуса множественных археспориальных клеток вместо одной. Можно предположить, что все последующие отступления от нормального хода микро- и мегаспорогенеза, наблюдаемые на более поздних стадиях, являются следствием этих нарушений. Таким образом, становится очевидным определенное сходство ответной реакции растения кукурузы на мутацию mac1 при формировании как мужского, так и женского генеративного органа. Оно, на наш взгляд, заключается в изменении числа митотических делений у археспориальных клеток и асинхронности их развития.

На первый взгляд, значительным отличием в проявлении мутации mac1 в пыльнике и семяпочке являются дегенерация мегаспороцитов после стадии профазы I и нормальное формирование зрелых зародышевых мешков. Однако в ходе анализа выяснилось, что эти различия в значительной степени обусловлены процессами развития самих микро- и мегаспорангиев. В пыльнике особую роль играет нарушение развития слоев стенки пыльника, приводящее по сути дела к их полному отсутствию. Слои стенки пыльника, особенно тапетум, жизненно необходимы для формирования развивающихся микроспор. Последний, кроме того, участвует в выработке специфических веществ, обеспечивающих нормальное течение микроспорогенеза (Резникова, 1984; Бхандари, 1990). Поэтому можно ожидать, что отсутствие тапетального слоя у пыльников мутантных растений приводит к остановке мейоза микроспороцитов на стадии профазы I и их ранней дегенерации. Деформацию материнских клеток можно объяснить сдавливанием, причиной которого является избыток делящихся клеток. Семяпочки мутантных растений развиваются нормально, в них формируются нуцеллус и проводящая ткань, обеспечивая условия для нормального развития и функционирования материнских клеток мегаспор, а впоследствии и зародышевых мешков. То, что не все образовавшиеся мегаспороциты доходят до стадии зародышевых мешков (Sheridan et al., 1996), скорее всего, связано с образованием излишнего числа мегаспороцитов на объем семяпочки. Нормально развиваются те из них, которые лежат в центре непосредственно под эпидермисом нуцеллуса.

В связи с тем что только в женском цветке мутантного растения развитие доходит до своей конечной стадии и в семяпочке образуется зрелый зародышевый мешок, можно составить более полное представление о проявлении мутантного гена mac1 на генеративную сферу растения кукурузы. Поэтому мы особо останавливаемся на рассмотрении результатов, касающихся изменений, произошедших в семяпочке.

Семейство *Poaceae* характеризуется одноклеточным археспорием. Формирование в семяпочке одноклеточного археспория признано более прогрессивным фактом развития, чем образование многоклеточного археспория и предположительно производным от последнего (Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978). Известны случаи образования двух археспориальных клеток вместо одной у растений с одноклеточным археспорием. В ряде семейств (*Apiaceae*, *Rosaceae*) встречаются роды как с одно-, так и с многоклеточным археспорием, но для сем. *Poaceae* этого явления не отмечено.

Понимая, что вариабельность типа археспория — это только одно из проявлений эволюционных изменений женской генеративной сферы, так как весь характер развития завязи представляет цепь взаимосвязанных явлений, мы останавливаемся на рассмотрении изменчивости этого признака как на наиболее заметном проявлении мутации mac1. Пример изменений, произошедших в семяпочке кукурузы мутантного растения, представляет интерес с эмбриологической точки зрения, так как здесь наблюдается резкий переход от нуцеллуса с одноклеточным археспорием к нуцеллусу с многоклеточным. Поскольку установлено, что эволюция макроспорангия шла в направлении редукции и увеличения синхронности развития материнской клетки мегаспор и интегументов при расширении их роли в защите макроспорангия, обна-

руженное явление увеличения числа археспориальных клеток и дегенерации внутреннего интегумента представляется шагом назад. Нельзя ли предположить, что если мутация, в данном случае привела к переходу от одноклеточного археспория к многоклеточному, то в свое время сходная мутация вызвала редукцию многоклеточного археспория. Магешвари (1954) указывал, что в нуцеллусе ряда растений имеются потенциальные спорогенные клетки. Нарушение функции гена, контролирующего процесс перехода меристематических соматических клеток (возможно, потенциально спорогенных) на путь мейоза у мутантных растений, могло быть причиной увеличения числа археспориальных клеток. Подробное обсуждение вопроса генетической экспрессии mac1 гена было приведено ранее (Sheridan et al., 1996).

Своего объяснения требует и обнаруженная асинхронность развития многочисленных археспориальных клеток. Сходный сложный комплекс, определенный как «репродуктивный», описан для семяпочек земляники (Солнцева, 1965). Обычно у растений с многоклеточным археспорием деления в клетках идут синхронно, хотя известны исключения из этого правила, например у *Paeonia californica* Nutt. ex Torr. A. Grey, *Fragaria × ananassa* Duchesne. Нуцеллус растения земляники, так же как и нуцеллус мутанта кукурузы, содержал спорогенные клетки на разных стадиях развития. По мнению авторов, меристематические клетки центральной части семяпочки начинали дифференцироваться в разное время, и при наличии уже зрелых мешков имелся резерв еще недифференцированных меристематических клеток. Приведенное рассуждение теоретически применимо к описанному у mac1 мутанта спорогенному комплексу. Вопрос о том, является ли асинхронность развития спорогенных клеток у мутанта mac1 прямым результатом мутации или причина заключается в каких-то структурных перестройках этих клеток, произошедших ранее под воздействием гена mac1, остается пока открытым.

## Выводы

У mac1 мутантных растений *Zea mays* выявлены нарушения в развитии пыльника и семяпочки.

В пыльниках наблюдалось аномальное расположение мейоцитов и откладывающейся на их стенках каллозы; остановка в развитии мейоцитов на стадии профазы I; отсутствие дифференциации слоев стенки пыльника.

Семяпочки содержали от 3 до 21 мегаспороцитов и зародышевых мешков на разной стадии развития, лежащих непосредственно под однослойным эпидермисом. Нуцеллярный колпачок отсутствовал. Клетки края внутреннего интегумента с адаксиальной стороны дегенерировали начиная со стадии двуядерного зародышевого мешка.

Было обнаружено, что нарушение в развитии микро- и мегаспорангиев у мутантных растений происходит на раннем этапе развития и, вероятно, заключается в изменении характера делений археспориальных клеток и асинхронности их дальнейшей дифференциации.

Предполагается, что мутация mac1 вызывает нарушение контроля за процессом перехода меристематических клеток на путь мейоза, что приводит к избыточному числу археспориальных клеток в пыльнике и нуцеллусе.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-48762).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Батыгина Т. Б.* Хлебное зерно. Атлас. Л., 1987. 102 с.

*Боумэн Ф.* Семяпочка // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 1. С. 147—183.

*Бхандари Н. Н.* Микроспорангий // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 1. С. 66—146.

*Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

*Коробова С. И.* К эмбриологии кукурузы // Тр. БИН. Сер. 7. Морфология и анатомия растений. 1962. Т. 5. С. 294—314.

*Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М., 1954. 439 с.

*Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев, 1968. 336 с.

*Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

*Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 270 с.

*Романов И. Д.* Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований // Генетика. 1970. Т. 6. № 10. С. 11—25.

*Савченко М. И., Комар Г. А.* Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 74—113.

*Синнот Э.* Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

*Солнцева М. П.* О развитии многоклеточного археспория у земляники // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 189—204.

*Тахтаджян А.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

*Фавр-Дюшартр М.* Гомология и физиология // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 2. С. 300—342.

*Carniel K.* Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. bot. Zischr. 1961. Bd 108. N 1. S. 89—96.

*Cooper D. C.* Macrosporogenesis and Embryo-Sac development in *Euchlaena mexicana* and *Zea mays* // Journ. Agric. Res. 1937. Vol. 55. N 7. P. 539—551.

*Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms // Wiley. N. Y., 1966. 528 p.

*Golubovskaya I. N., Grebennikova Z. K., Avalkina N. A., Sheridan W. F.* The role of the ameiotic 1 gene in the initiation of meiosis and in subsequent events in maize // Genetics. 1993. Vol. 135. P. 1151—1166.

*Maze J., Bohm L. R.* Comparative embryology of *Stipa elmeri* (*Gramineae*) // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 1. P. 235—247.

*Moss G. I., Heslop-Harrison J.* A cytochemical study of DNA, RNA and protein in the maize anther. II // Ann. Bot. 1967. Vol. 31. N 1. P. 555—572.

*Raghavan V.* Anther and pollen development in rice (*Oryza sativa*) // Am. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 2. P. 183—196.

*Randolph L. F.* Developmental morphology of the caryopsis of maize // J. Agr. Res. 1936. Vol. 53. P. 881—916.

*Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I.* et al. The mac1 gene: controlling the commitment to meiotic pathway in maize // Genetics. 1996. Vol. 142. P. 1009—1020.

*Sheridan W. F., Golubeva E. A., Abramova L. I., Golubovskaya I. N.* The mac1 mutation alters the developmental fate of the hypodermal cells and their cellular progeny in the maize anther // Genetics. 1999. Vol. 153. P. 933—941.

## SUMMARY

The investigation was made of the mac1 mutation (multiple archesporial cells) effect on development of ovules and anthers of *Zea mays* L. Mac1 anthers did not form three normal layers, and the archesporial cells divided excessively and most of them failed to form microsporocytes. The centrally located mutant microsporocytes were abnormal in both appearance and callose distribution, and they failed to pass through meiosis. In mac1 mutant ovules several archesporial cells were formed instead of the single cell as typical for normal maize ovules. Some of the resulting megasporocytes undergone the normal meiosis, and some degenerate. Each ovule displays a range of developmental stages of the sporogenous cells.

It suggests that the mac1 mutation plays an important role in disturbance of the control over switching the meristematic cells from the vegetative to the meiotic (sporogenous) pathway, that causes abundance of the archesporial cells in anthers and ovules.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263+576.312

© Т. В. Седова

## СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. XIII. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *EUCHLAMYDOMONAS* (*CHLAMYDOMONADALES*, *CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. XIII. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMYDOMONAS* OF THE *EUCHLAMYDOMONAS*-GROUP (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.06.2000

Неделящиеся ядра у водорослей из группы *Euchlamydomonas* рода *Chlamydomonas* располагаются на апикальном конце клеток, имеют диаметр от 2.0 до 4.5 мкм, неправильно округлую форму и сложный хромоцентрический тип организации. Митоз происходит по универсальной схеме. Его особенности касаются некоторых деталей, к числу которых следует отнести: появление в поздней профазе светлой зоны со своеобразным скоплением хромосом в виде клубка и иногда слабо окрашивающимся веществом; форму и степень дифференциации веретена, число, форму и расположение хромосом в метафазной пластинке; морфологические особенности и характер преобразования межзональной области веретена во время анафазы; продолжительность фаз митоза. Кариотип исследованных водорослей состоит из мелких палочковидных и точкообразных хромосом. У *C. parallelistriata*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata* n = 7, *C. komma* n = 9—10, *C. proboscigera* var. *conferta* n ~ 11.

Ключевые слова: *Chlamydomonas*, группа *Euchlamydomonas*, ядро, митоз, кариотип.

Группа *Euchlamydomonas* — самая крупная из групп рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1983). Она объединяет свыше 350 видов с чашевидным, иногда вторично модифицированным хлоропластом за счет образования борозд и лопастей. Ядро лежит на апикальном конце клетки, пиреноид — на базальном. Кариологически исследованы 2 вида. У *C. reinhardtii* (Schaechter, DeLamater, 1954, 1955; Buffaloe, 1958, 1959; Levine, Folsome, 1959; Levine (in: Godward, 1966); Abbas (in: Godward, 1966); Johnson, Porter, 1968; McVittie, Davies, 1971; Coss, 1974; Storm, Hastings, 1977; Maguire, 1976; Gaffal, 1988) установлено число хромосом и подробно описан митоз. *C. nasuta* исследован (Kater, 1929) в меньшей степени.

Настоящая статья продолжает серию работ, посвященных кариологическому изучению *Chlamydomonas*, и ставит своей задачей дать подробное описание митоза и кариотипа у 4 представителей группы *Euchlamydomonas*: *C. komma*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*, *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta*.

### Материал и методика

Объектами исследования стали шт. 26.72 *C. komma* Skuja, шт. 2.73 *C. parallelistriata* Korsch., шт. 14.72 *C. debaryana* Gorosch. var. *debaryana*, шт. 15.72 *C. debaryana* var. *cristata* Ettl, шт. 11.72 *C. proboscigera* var. *conferta* (Korsch.) Ettl из коллекции

водорослей Геттингенского ун-та, которые любезно предоставлены доктором U. Schlösser.

Детали выращивания (на агаризованной среде М 12), подготовки к фиксации (относительная синхронизация ядерных делений путем регулирования светового режима), фиксации и окраски материала (для светового микроскопа — хром-уксусная смесь в соотношении 100:1 и гематоксилин Гарриса, для электронного — глутаровый альдегид на жидкой среде М 12 и осмиевая кислота) изложены ранее (Седова, 1998а).

Неделящиеся ядра исследовались в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом микроскопе с апохроматическим объективом масляной иммерсии, ×90 (ап. 1.3) и зеленым фильтром, подсчет числа хромосом производился с оранжевым фильтром.

## Результаты исследования

Ядра исследованных таксонов (рис. 1, *1*; 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*; 5, *1*) располагаются на апикальном конце клетки, иногда (*C. komma*, *C. debaryana* var. *cristata*) рядом с папиллой, над пиреноидом. У *C. debaryana* var. *debaryana* ядро ромбовидное или почти округлое, 2.0 мкм в диам., у *C. debaryana* var. *cristata* — неправильно округлое и круглое, 3.0 мкм, у *C. komma* до 3.5 мкм в диам., у *C. parallelistriata* — неправильно округлое до неправильно треугольного, 4—4.5 мкм в диам.; у *C. proboscigera* var. *conferta* ромбовидное и округлое, 4—4.5 мкм в диам. Диаметр ядер у *C. reinhardtii* составляет около 3.0 мкм (Buffaloe, 1958). В более широком диапазоне (от 2.5 до 5.0 мкм) колеблется размер ядер у *C. nasuta* (Kater, 1929). Ядрышко крупное, у *C. parallelistriata*, *C. debaryana* var. *cristata* несколько смещенное к периферии, иногда (*C. komma*, *C. parallelistriata*) очень плотное.

Ультраструктурные исследования показали, что ядра имеют сложный хромоцентрический тип организации, который характеризуется периферическим скоплением конденсированного хроматина, на срезах в виде узкого, почти сплошного (*C. komma*, *C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*) или сильно рассеченного (*C. parallelistriata*) ободка, а также разбросанными по всей нуклеоплазме многочисленными (*C. komma*, *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta*) или единичными (*C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*) глыбками разного размера.

Пиреноид несколько смещен от центра к заднему концу клетки. У *C. proboscigera* var. *conferta* он слабо различим.

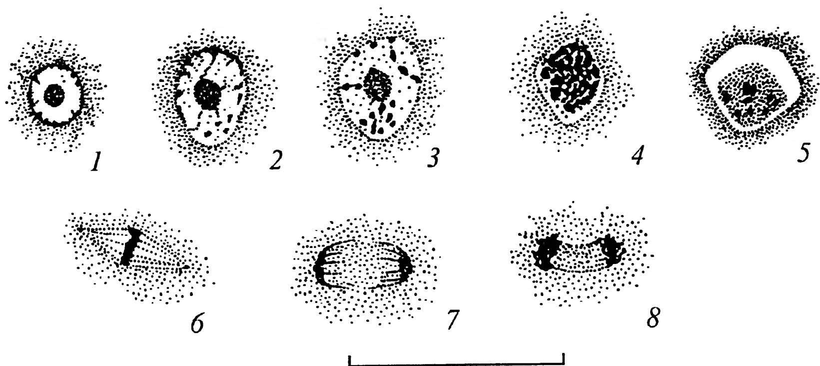



Рис. 1. Митоз *Chlamydomonas komma*.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

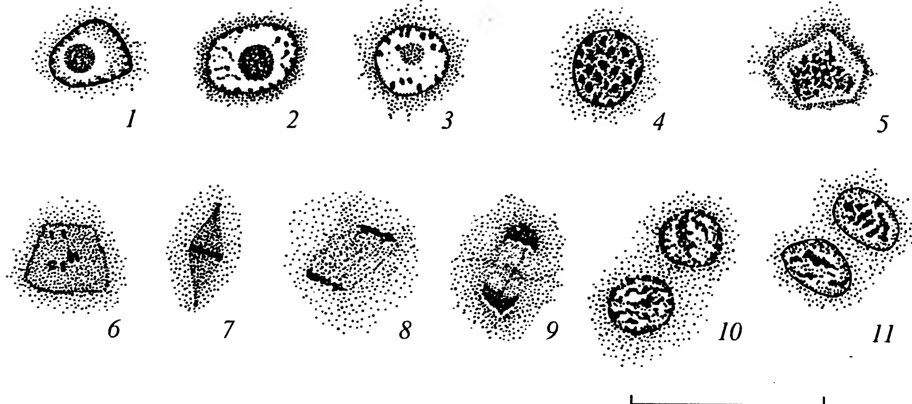


Рис. 2. Митоз *Chlamydomonas parallelistriata*.
Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

При переходе к делению ядро сохраняет свое первоначальное положение в клетке, но изменяет форму и в большей или меньшей степени увеличивается в размерах, например у *C. komma* и *C. debaryana* var. *cristata* почти в 2 раза.

Профаза (рис. 1, *2, 3*; 2, *2—4*; 3, *2*; 5, *2, 3*) сопровождается характерными для этой стадии митоза преобразованиями ядра. Они связаны с конденсацией хроматина и появлением хромосом. Ядрышко постепенно утрачивает способность окрашиваться и в конце концов исчезает.

В поздней профазе (рис. 1, *4*; 2, *5*; 3, *3*; 4, *2*; 5, *4—6*) контуры ядра становятся нечеткими, начинает различаться особая светлая зона с характерным скоплением хромосом в виде клубка. У *C. debaryana* var. *cristata* удалось более детально проследить формирование «клубка» с перемещением хромосом в центр ядра и более компактным их расположением. Как правило, светлая зона в большей или меньшей степени заполняется слабо окрашивающимся веществом, в которое погружаются хромосомы.

С наступлением метафазы (рис. 1, *5, 6*; 2, *6, 7*; 3, *4, 5*; 4, *3, 4*; 5, *7, 8*) мелкие, морфологически слабо дифференцированные хромосомы располагаются в экваториальной области веретена и в той или иной мере маскируются окрашивающимся веществом. Обычно образуются сравнительно рыхлые пластинки с беспорядочным расположением хромосом и лишь у *C. debaryana* var. *cristata* они выстраиваются кольцом на периферии пластинки. Кариотипы исследованных водорослей характеризуются невысокими хромосомными числами (см. таблицу), входящие в их состав хромосомы различаются по форме. Так, кариотип *C. parallelistriata* (n = 7) и *C. debaryana* var. *cristata* (n = 7) образован палочковидными хромосомами, у *C. komma* (n = 9—10), *C. proboscigera* var. *conferta* (n ~ 11), *C. debaryana* var. *debaryana* (n = = 7) — палочковидными и точкообразными. Веретено *C. komma*, *C. parallelistriata*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata* — прямое, узкое, конусовидное и широкое с округлыми полюсами у *C. proboscigera* var. *conferta*, причем у *C. debaryana* var. *debaryana* и *C. parallelistriata* оно маскируется окрашивающимся веществом. На полюсах веретена *C. komma* и *C. parallelistriata* отчетливо различаются центриоли.

В анафазе (рис. 1, *7, 8*; 2, *8, 9*; 3, *6, 7*; 4, *5, 6*; 5, *9—13*) сестринские хромосомы расходятся в противоположные стороны, иногда (*C. debaryana* var. *cristata*, *C. proboscigera* var. *conferta*) на значительное расстояние. В этот период формируются межзональные нити веретена, которое у *C. komma* к концу анафазы становится дугообразным, а у *C. debaryana* var. *cristata* и *C. parallelistriata* появляется своеобразная соединительная структура. Разнообразно положение веретена в клетке. У *C. debaryana* var. *debaryana* в одних случаях его длинная ось располагается перпендикулярно, в других — наклонно по отношению к плоскости будущего деления

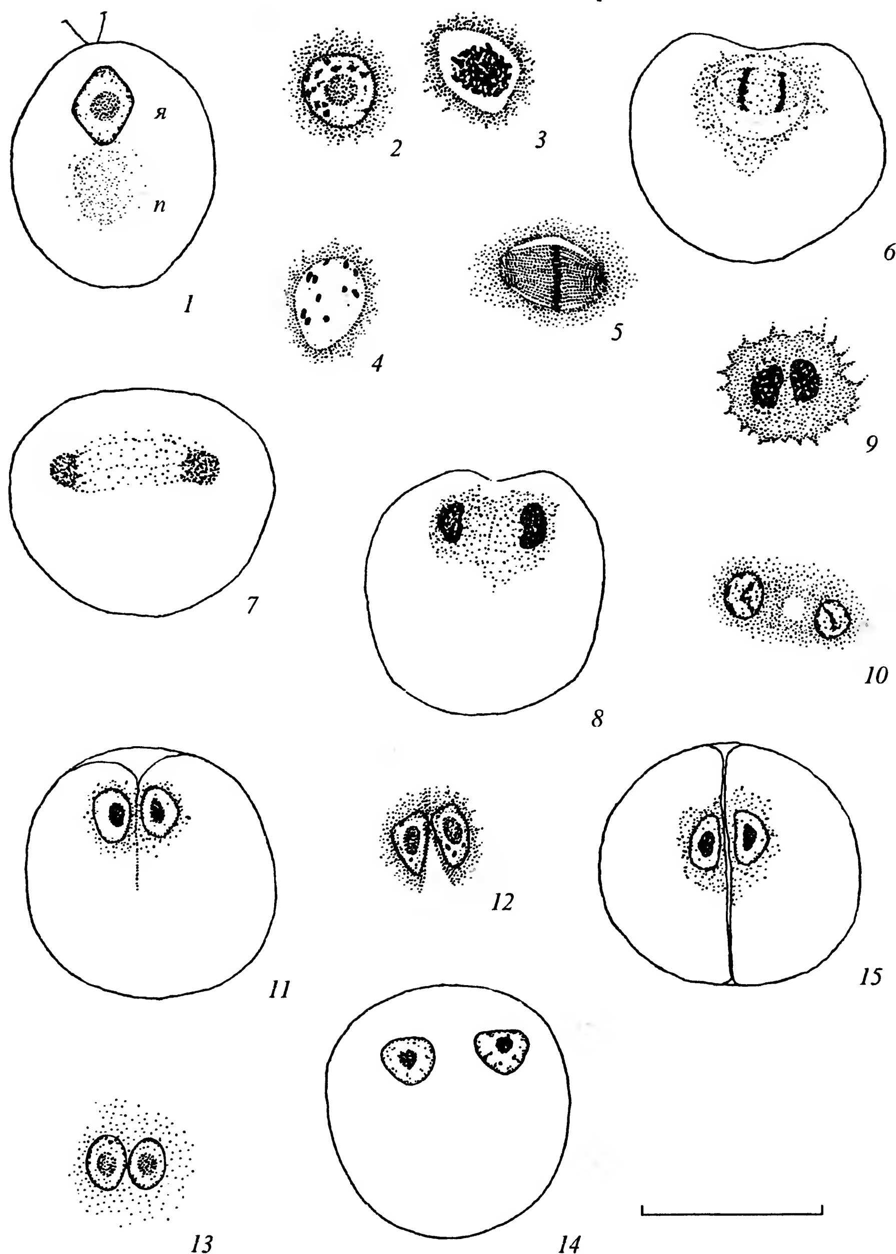



Рис. 3. Митоз *Chlamydomonas proboscigera* var. *conferta*.

*п* — пиреноид, *я* — ядро. Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

клетки. У *C. debaryana* var. *cristata* — вдоль одной из латеральных стенок и наклонно, а у *C. komma*, *C. parallelistriata* и *C. proboscigera* var. *conferta* — перпендикулярно к плоскости клеточного деления.

Телофаза сопровождается распадением веретена, реконструкцией сестринских ядер и их сближением друг с другом. У *C. komma*, *C. debaryana* var. *cristata* эта стадия встречается в препаратах редко, поэтому детально не исследована, у *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana* var. *debaryana* — чаще, что позволяет воссоздать эту фазу митоза более полно (рис. 2, *10, 11*; 3, *8—10*; 4, *7*).

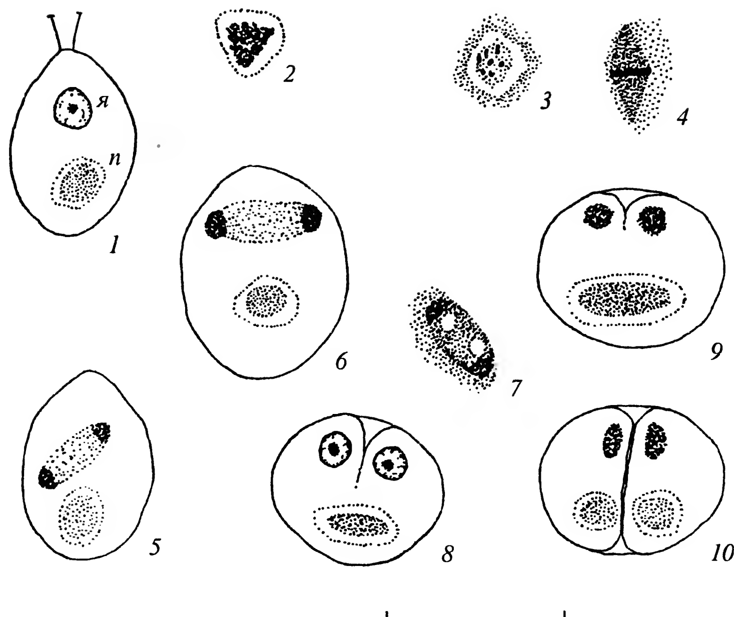



Рис. 4. Митоз *Chlamydomonas debaryana* var. *debaryana*.

Обозначения те же, что и на рис. 3. Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Обычно завершение телофазы сопровождается цитокинезом (рис. 3, *11, 12*; 4, *8*). Его запаздывание, например у *C. proboscigera* var. *conferta*, приводит к появлению 2-ядерных клеток (рис. 3, *13, 14*). Подобное явление наблюдалось также у *C. komma*, *C. parallelistriata* и *C. debaryana* var. *cristata*. Образование сестринских клеток сопровождается смещением ядра к центральной части перегородки (рис. 3, *15*). Вместе с тем у *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata* и *C. parallelistriata* отмечены случаи наступления цитокинеза до завершения телофазы (рис. 4, *9, 10*).

Пиреноид во время митоза ведет себя по-разному. У *C. proboscigera* var. *conferta* он становится слабо различимым, к метафазе исчезает и вновь появляется в сестринских клетках, в остальных случаях — сохраняется на протяжении всего митоза и

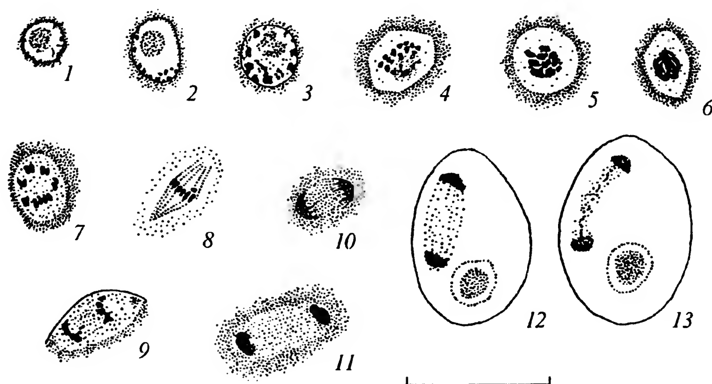


Рис. 5. Митоз *Chlamydomonas debaryana* var. *cristata*.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Список хромосомных чисел у водорослей группы *Euchlamydomonas*

| Название водоросли | Число хромосом (n) | Источник |
|---|---|---|
| *C. debaryana* Gorosch. var. *debaryana* | 7 | Седова* |
| *C. debaryana* var. *cristata* Ettl | 7 | » |
| *C. komma* Skuja | 9—10 | » |
| *C. nasuta* Korsch. | 8 | Kater, 1929 |
| *C. parallelistriata* Korsch. | 7 | Седова* |
| *C. proboscigera* var. *conferta* (Korsch.) Ettl | ~11 | » |
| *C. reinhardtii* Dangeard | 8, 6—8 | Levine, Folsome, 1959 |
| | 8 | Maguire, 1976 |
| | ~8 | Buffaloe, 1958 |
| | 11 ± 1 | Abbas (in: Godward, 1966); Levine (in: Godward, 1966) |
| | 16 | McVittie, Davies, 1971; Loppes, Matagne, 1972; Storm, Hastings, 1977 |
| | ~16 | Wetherell, Krauss, 1956 |
| | 18 ± 2 | Schaechter, DeLamater, 1954, 1955 |

Примечание. * — данные публикуются впервые.

постепенно вытягивается. У *C. parallelistriata* его гантелеобразная перетяжка образуется в метафазе или даже в анафазе. Телофазные клетки содержат, как правило, 2 пиреноида. У *C. debaryana* деление пиреноида происходит значительно позже, в самом конце телофазы (рис. 4, *8, 9*). После цитокинеза каждая из вновь образующихся клеток содержит по 1 пиреноиду (рис. 4, *10*).

## Обсуждение результатов исследования

Эта статья — завершающая в серии работ, посвященных изучению ядра и митоза у различных представителей рода *Chlamydomonas*, поэтому закономерно не только обобщение результатов исследований в пределах группы *Euchlamydomonas*, но и их сопоставление с данными, полученными по другим группам.

Неделящиеся ядра у водорослей рода *Chlamydomonas* представлены разными модификациями (в зависимости от толщины и степени фрагментации ободка и количества глыбок) сложного хромоцентрического типа организации. Исключение составляет *C. mutabilis* из группы *Pseudagloë*, у которого ядра имеют простой хромоцентрический тип организации. Ядра *C. agloëformis* — другого представителя этой группы, а также *C. radiata* и *C. philotes* из таксономически близкой группы *Agloë* условно отнесены к сложному хромоцентрическому типу, поскольку занимают промежуточное положение между этими 2 типами (Седова, 1999, 2000).

Своеобразие митоза *Chlamydomonas* обусловлено появлением в поздней профазе особой светлой зоны с характерным скоплением хромосом в виде клубка и иногда со слабо окрашивающимся веществом. Состояние «клубка», как правило, непродолжительно, поэтому даже при самом тщательном просмотре препаратов его не всегда удается встретить. Объяснение столь необычному для профазы митоза характеру концентрации хромосом пока не найдено.

О появлении светлой зоны известно из литературы (Kater, 1929; Schaechter, DeLamater, 1954, 1955; Buffaloe, 1958). Ультраструктурные исследования *C. reinhardtii* (Johnson, Porter, 1968; Coss, 1974) и *C. moewusii* (Triemer, Brown, 1974) показали, что на протяжении митоза ядерная оболочка частично или полностью сохраняется. В первом случае на полюсах веретена образуются полярные отверстия (полузакрытый

митоз), которые окружаются специализированной, четко дифференцированной областью цитоплазмы, свободной от рибосом и других структур. В этой области заканчиваются микротрубочки веретена. Во втором — ядерная оболочка остается полностью интактной (закрытый митоз). В обоих случаях по всему периметру ядра располагаются диктиосомы и фрагменты эндоплазматической сети. Сопоставление результатов изучения митоза в световом и электронном микроскопах выявляет четкую закономерность — частичное или полное сохранение ядерной оболочки сопряжено с присутствием светлой зоны. У большинства исследованных видов эта зона четко различается вплоть до анафазы, иногда, например у *C. pyrenoidosa* и *C. aculeata*, даже до телофазы и лишь у *C. parallelistriata*, *C. yellowstonensis* и *C. agloëformis* — только в профазе (Седова, 1998а, б, в, 2000). Красящее вещество, которое появляется в этот период в светлой зоне, в зависимости от концентрации маскирует ее в большей (*C. yellowstonensis*, *C. agloëformis*, *C. parallelistriata*, *C. peterfii*) или меньшей (*C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana* var. *cristata*, *C. minutissima*, *C. asymmetrica*, *C. radiata*) степени (Седова, 1999, 2001а). Возможно, это вещество имеет ядрышковое происхождение. Как показали ультраструктурные исследования *C. reinhardtii* и *C. moewusii* (Johnson, Porter, 1968; Triemer, Brown, 1974), в течение профазы ядрышко фрагментируется и исчезает, а его гранулярный компонент сохраняется и рассеивается по нуклеоплазме. В начале профазы клетка теряет подвижность, жгутики сбрасываются, базальные тела мигрируют к ядру и становятся центриолями. В средней профазе они расходятся в противоположные стороны и в одних случаях вплотную подходят к ядерной оболочке в области локализации полюсов веретена, в других — располагаются на некотором расстоянии от нее и латерально по отношению к полюсам.

Отличительная черта профазы *C. komma* — характерное преобразование формы клеток из широко овальных в бобовидные с передним широко вогнутым концом и выпуклым задним. Аналогичная картина наблюдалась нами (Седова, 2000, 2001а) у *C. agloëformis* и *C. oblonga*. У *C. proboscigera* var. *conferta* клетки бобовидной формы появляются позднее, в метафазе—анафазе. Клетки *C. debaryana* var. *debaryana* и *C. debaryana* var. *cristata* превращаются из длинных узких в короткие широкие, иногда почти круглые. Форма клетки — важный таксономический признак (Ettl, 1983). Существующие диагнозы не учитывают тех изменений, которые претерпевает одноклеточный организм на протяжении своего жизненного цикла, и поэтому требуют внесения соответствующих уточнений.

Метафаза у представителей группы *Euchlamydomonas* различается по морфологии хромосомных пластинок. Они частично или полностью заполняются красящимся веществом, которое в разной степени маскирует хромосомы и веретено (*C. komma*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. parallelistriata*). При низкой концентрации его присутствие не влияет на четкость изображения (*C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana* var. *cristata*). Немаловажное значение имеет расположение хромосом в пластинке. У *C. komma*, *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana* var. *debaryana* они рассеяны по пластинке беспорядочно. Такие более или менее рыхлые пластинки характерны для подавляющего большинства изученных таксонов *Chlamydomonas*. Иногда, например у *C. debaryana* var. *cristata*, а также *C. nasuta* (Kater, 1929), *C. reinhardtii*, *C. mowusii*, *C. eugametos*, *C. chlamydogama* (Buffaloe, 1958), хромосомы располагаются по периферии пластинки кольцом, и только у *C. radiata* (Седова, 1999) и *C. noctigama* var. *noctigama* (Седова, 2001б) они лежат сравнительно компактно в центре пластинки. Для характеристики метафазы немаловажное значение имеют и другие особенности кариотипа.

Анализ хромосомных чисел (см. таблицу) показывает, что в группе *Euchlamydomonas* они колеблются в сравнительно узких пределах. Исключение составляет *C. reinhardtii*. Расхождение в подсчете хромосомных чисел может быть обусловлено ошибками чисто технического характера (мелкими размерами хромосом, около 0.25 мкм, их слабой морфологической дифференциацией, компактным расположением и, наконец, неточной идентификацией фаз митоза). На последнее крайне важно

обращать внимание, учитывая такую особенность митоза *Chlamydomonas*, как разъединение хроматид в поздней профазе. В частности, некоторые явно завышенные подсчеты (Schaechter, DeLamater, 1954, 1955) поставлены под сомнение (Buffaloe, 1958) именно потому, что они проведены в поздней профазе и хроматиды ошибочно приняты за хромосомы. В этой связи серьезные опасения вызывает использование техники раздавливания материала. В таких препаратах высока вероятность механического повреждения хромосом, их разъединения на хроматиды. Сложности в подсчете хромосом возникают не только из-за сравнительно раннего, но и не всегда строго синхронного образования хроматид, что наблюдалось, например, у *C. debaryana* var. *cristata*. Кроме того, не следует исключать возможность спонтанного возникновения мутантов разной степени плоидности в условиях культуры. В таком случае увеличение числа хромосом кратное 8 находит свое объяснение.

В кариотипах *Chlamydomonas* встречаются хромосомы 2 форм: точкообразные и палочковидные. Чаще кариотипы образованы хромосомами одинаковой формы, реже — разной.

Несмотря на сходство по числу хромосом (n = 7), кариотипы *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata* и *C. parallelistriata* обнаруживают различия. Так, у *C. debaryana* var. *debaryana* кариотип состоит из разных по форме хромосом (3 палочковидных и 4 точкообразных). Кариотипы 2 других водорослей сходны по числу и форме (палочковидные) хромосом, но отличаются по характеру расположения последних и концентрации окрашивающегося вещества. Сравнение кариотипов показывает, что различия существуют не только между видами, но и на внутривидовом уровне.

Характеристику метафазы дополняет морфология веретена. Обычно формируются различающиеся по степени дифференциации, как правило мелкие, прямые, узкие, конусовидные веретена, значительно реже — с усеченными полюсами. Последние обнаружены у *C. yellowstonensis* (Седова, 1998а), *C. aculeata* (Седова, 1998в). Такого же типа веретено, но с округлыми полюсами, присуще *C. pyrenoidosa* (Седова, 1998б). Широкое веретено с округлыми полюсами образуется у *C. proboscigera* var. *conferta*, а также у *C. noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (Седова, 2001б). У *C. reinhardtii* (Coss, 1974) выявлено серповидно изогнутое веретено с центриолями, расположенными латерально по отношению к полюсам веретена. Локализация этих очень мелких структур вне полюсов веретена затрудняет их выявление. Наличие подвижной стадии в жизненном цикле *Chlamydomonas* дает веские основания полагать, что митоз проходит в присутствии центриолей. Согласно разработанной нами классификации (Седова, 1990), разнообразие митозов у водорослей сведено к 6 типам, из которых у хламидомонад встречается 2: центрический закрытый и центрический полузакрытый.

Интервал между последовательными митозами одного жизненного цикла у *C. reinhardtii* (Gaffal, 1988) составляет около 1.5 ч и во время каждого из них происходит формирование комплекса центриоли—жгутиковая корешковая система. Развитие центриолей осуществляется в 2 этапа (сборка процентриолей и их преобразование в зрелые центриоли). Они разделены во времени и приурочены к строго определенным стадиям митоза. Процентриоли формируются в течение 5 мин между средней метафазой и ранней телофазой, а зрелые центриоли — в ранней профазе следующего митоза. Во время профазы они делятся пополам одновременно с микротрубочковой корешковой системой жгутика.

Одна из важнейших характеристик анафазы — степень дифференциации межзональных нитей веретена. У исследованных представителей группы *Euchlamydomonas*, а также у *C. yellowstonensis*, *C. pyrenoidosa*, *C. minutissima*, *C. oblonga*, *C. asymmetrica*, *C. peterfii* (Седова, 1998а, б, 2001а, б) в отличие от *C. aculeata*, *C. radiata*, *C. philotes*, *C. agloëformis*, *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (Седова, 1998в, 1999, 2000, 2001б) они выражены слабо.

Для анафазы *C. parallelistriata* и *C. debaryana* var. *cristata*, а также для некоторых других видов (*C. aculeata*, *C. minutissima*, *C. oblonga*, *C. asymmetrica*, *C. peterfii*), исследованных ранее (Седова, 1998в, 2001а, б), характерно появление между расхо-

дящимися группами сестринских хромосом плотной соединительной структуры. Ее природа и происхождение остаются неясными. По мере накопления фактического материала к этой проблеме пришлось возвращаться неоднократно (Седова, 1972, 1998в, 2001а, б). Ультраструктурное изучение закрытого или полузакрытого митоза, в особенности анафазы, у различных водорослей выявило некоторые интересные детали, которые позволяют по-новому взглянуть на природу соединительного тяжа. Во-первых, значительные структурные преобразования претерпевает веретено. Оно вытягивается с одновременным возрастанием микротрубочек в межзональной области (Tippit et al., 1980; Green et al., 1989). Во-вторых, ядерная оболочка в делящемся ядре, приобретающем характерную гантелевидную форму, у одних организмов постепенно сжимается в центре межзональной зоны веретена, у других — сжатие происходит на ее концах (Heath, 1980). В результате между вновь формирующимися ядрами образуется узкий участок исходного ядра, образованный близко лежащими фрагментами ядерной оболочки с заключенными между ними микротрубочками веретена. Подобная концентрация мембранных систем может приводить к появлению структуры, которая в оптическом микроскопе имеет вид плотного соединительного жгута.

Преобразование нитей веретена из прямых в дугообразные происходит, кроме *C. komma*, также у *C. yellowstonensis*, *C. agloëformis*, *C. minutissima*, *C. oblonga*, *C. peterfii*. Такое превращение веретена приводит к незначительному сближению сестринских хромосомных групп.

Телофаза у *Chlamydomonas*, как и у многих других организмов, одна из самых непродолжительных и слабо изученных фаз митоза. Она сравнительно растянута у *C. pyrenoidosa*, *C. aculeata*, *C. radiata*, *C. noctigama* var. *noctigama*, *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta* и особенно у *C. agloëformis*, а также у *C. debaryana* var. *debaryana*, что позволяет выявить некоторые дополнительные детали. Обращает внимание нескоординированность таких процессов, как распадение веретена, реконструкция сестринских ядер, их сближение и переход к цитокинезу. Например, перемещение сестринских ядер навстречу друг другу у *C. proboscigera* var. *conferta*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. pyrenoidosa*, *C. minutissima* не всегда наступает вслед за распадением веретена. У одних водорослей (с прямым веретеном на протяжении всего митоза) сближение ядер проходит в один этап. Оно начинается и завершается в телофазе. У других (при преобразовании анафазного веретена в дугообразное) встречное движение ядер осуществляется в 2 этапа, причем более выражен 2-й, завершающий этап, приуроченный к телофазе. Как правило, перед цитокинезом сестринские ядра лежат рядом тесно прижатыми друг к другу. Лишь у части клеток *C. debaryana* var. *debaryana* и *C. debaryana* var. *cristata* они остаются лежать на противоположных ее концах даже во время цитокинеза. Если относительно механизма перемещения ядер существуют различные гипотезы (Williamson, 1986, 1993; Васильев, 1996), то причины иногда очень сложной их миграции по клетке остаются неясными. В настоящее время удалось проследить (Merten et al., 1995) последовательность событий при перемещении ядра к базальным телам в начале деления. При определенной пороговой концентрации кальция во внешней среде происходят остановка клетки, сбрасывание жгутиков и сжатие ризопласта, вызывающее перемещение ядра к базальным телам, расстояние между которыми сокращается почти на 50% от первоначального.

Не всегда строго скоординированы во времени процессы реконструкции и перемещения ядер. У *C. debaryana* var. *debaryana* сближение начинается задолго до приобретения ими типичного исходного, предшествующего делению, состояния. У *C. proboscigera* var. *conferta* в одних случаях реконструкция ядер заканчивается до их сближения, в других — во время или при завершении этого процесса.

Несогласованность во времени наблюдается между окончанием митоза и началом цитокинеза. Запаздывание последнего приводит к появлению 2-ядерных клеток, что характерно, кроме *C. parallelistriata*, *C. proboscigera* var. *conferta*, *C. komma* и *C. debaryana* var. *cristata*, также для *C. agloëformis*, *C. oblonga*, *C. peterfii*. В редких

случаях, например у *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*, *C. parallelistriata*, цитокинез может наступать до окончания телофазы. В результате появляются сестринские клетки с ядрами, не закончившими митоз.

Сравнительно-кариологический анализ водорослей группы *Euchlamydomonas* выявил как черты сходства, так и различия не только между видами, но и внутривидовыми таксонами. Характер этих различий у *C. debaryana* var. *debaryana* и *C. debaryana* var. *cristata*, *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* прежде всего касается кариотипа. В первом случае затрагиваются форма и расположение хромосом в метафазной пластинке, во втором — число хромосом (соответственно n = 8 и 11) и их расположение в пластинке. Кроме того, у *C. debaryana* var. *debaryana* и *C. debaryana* var. *cristata* обнаружено различное положение веретена в более или менее одинаковых по форме клетках (соответственно оно располагается перпендикулярно и наклонно к плоскости клеточного деления или почти параллельно). В то время как у *C. debaryana* var. *cristata* отмечено появление 2-ядерных клеток, обусловленное запаздыванием цитокинеза, у *C. debaryana* var. *debaryana* завершение телофазы и цитокинез более или менее скоординированы во времени.

Продолжение кариологического исследования *Chlamydomonas* кардинально не изменит перечень признаков, на которые следует обращать внимание при изучении митоза, хотя дополнения или уточнения могут быть внесены. Расширение круга объектов исследования позволит дать более четкую характеристику каждой группы видов в отдельности. В настоящее время это можно сделать только в самых общих чертах.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Васильев А. Е.* Цитоскелет водорослей // Цитология. 1996. Т. 38. № 11. С. 1129—1144.

*Седова Т. В.* Типы митоза и закономерности их распределения в различных классах зеленых водорослей (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 470—479.

*Седова Т. В.* Кариология водорослей. СПб., 1996. 368 с.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VI—X // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 50—53; 1998б. Т. 83. № 8. С. 43—46; 1998в. Т. 83. № 10. С. 32—35; 1999. Т. 84. № 10. С. 60—63; 2000. Т. 85. № 1. С. 68—71.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Chlorogoniella* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 1. С. 84—88.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Chlamydella* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 6. С. 56—64.

*Buffaloe N. D.* A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas* // Bull. Torrey Bot. Club. 1958. Vol. 85. N 3. P. 157—178.

*Buffaloe N. D.* Some effects of colchicine on cells of *Chlamydomonas eugametos* Moewus // Exp. Cell Res. 1959. Vol. 16. N 2. P. 221—231.

*Coss R. A.* Mitosis in *Chlamydomonas reinhardtii*. Basal bodies and the mitotic apparatus // J. Cell Biol. 1974. Vol. 63. N 1. P. 325—329.

*Ettl H. Chlorophyta*. I // Süsswasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

*Gaffal K. P.* The basal body-root complex of *Chlamydomonas reinhardtii* during mitosis // Ptotoplasma. 1988. Vol. 143. N 2—3. P. 118—129.

*Godward M. B. E.* The chromosomes of the algae. London, 1966. 212 p.

*Green J. C., Hori T., Course P. A.* An ultrastructural study of mitosis in *Crysochromulina chiton* (*Prymnesiophyceae*) // Phycologia. 1989. Vol. 28. N 3. P. 318—330.

*Heath B.* Variant mitosis in lower eukaryotes: indicators of the evolution of mitosis // International review of cytology. 1980. Vol. 64. P. 1—80.

*Johnson U. G., Porter K. R.* Fine structure of cell division in *Chlamydomonas reinhardtii*. Basal bodies and microtubules // J. Cell Biol. 1968. Vol. 38. N 2. P. 403—425.

*Kater J.* Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system // Univ. California Publ. Zool. 1929. Vol. 33. N 7. P. 125—168.

*Levine R. P., Folsome C. E.* The nuclear cycle in *Chlamydomonas reinhardtii* // Ztschr. Vererb. 1959. Bd 90. N 2. S. 215—222.

*Loppes R., Matagne R.* Complementation at the arg-7 locus in *Chlamydomonas reinhardtii* // Heredity. 1972. Vol. 28. N 2. P. 239—251.
*Maguire M. P.* Mitotic and meiotic behavior of the chromosomes of the octet strain of *Chlamydomonas reinhardtii* // Genetica. 1976. Vol. 46. N 4. P. 479—502.
*McVittie A., Davies D. R.* The location of the Mendelian linkage groups in *Chlamydomonas reinhardtii* // Molecular a. General Genetics. 1971. Vol. 112. N 3. P. 225—228.
*Merten P., Lechtreck K. F., Melkonian M.* Nucleus basal body connector of *Dunaliella* threshold concentration of calcium necessary for in vitro contraction // Bot. Acta. 1995. Vol. 108. N 1. P. 2—6.
*Schaechter M., DeLamater E. D.* Studies on mitosis and meiosis in *Chlamydomonas* // Trans. N. Y. Acad. Sci. 1954. Ser. 11. Vol. 16. N 7. P. 371—372.
*Schaechter M., DeLamater E. D.* Mitosis in *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 5. P. 417—422.
*Storms R., Hastings P. J.* A fine structure analysis of meiotic pairing in *Chlamydomonas reinhardtii* // Exp. Cell Res. 1977. Vol. 104. N 1. P. 39—46.
*Tippit D. H., Pillus L., Pickett-Heaps J.* Organization of spindle microtubules in *Ochromonas danica* // J. Cell Biol. 1980. Vol. 87. N 3. Pt 1. P. 531—545.
*Triemer R. E., Brown R. M.* Cell division in *Chlamydomonas mowusii* // J. Phycol. 1974. Vol. 10. N 4. P. 419—433.
*Wetherell D. F., Krauss R. W.* Colchicine-induced polyploidy in *Chlamydomonas* // Science. 1956. Vol. 124. N 3210. P. 25—26.
*Williamson R. E.* Organelle movements along actine filaments and microtubules // Plant Physiol. 1986. Vol. 82. N 3. P. 631—634.
*Williamson R. E.* Organelle movements // Ann. Rev. Plant Physiol. 1993. Vol. 44. P. 181—202.

SUMMARY

Interphase nuclei of the *Euchlamydomonas*-group algae are located at the anterior end of the cell, 2.0 to 4.5 μ in diameter, have irregularly roundish shape and the complex chromocenter type of organization. The mitosis proceeds according the general pattern. Its peculiarities concern some details, among them are the emergence of the light zone with a peculiar clew-shaped chromosome congregation and sometimes with a faintly stained substance; shape and degree of differentiation of the spindle as well as a number, shape, arrangement of the chromosomes in the metaphase plate; morphological features and a pattern of transformation of the interzonal spindle area in the anaphase; duration of the mitosis phases. The karyotype of the studied algae consists of small rod-like and dot-like chromosomes (in *C. parallelistriata*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata* n = 7, in *C. komma* n = 9—10, in *C. proboscigera* var. *conferta* n ~ 11).

---

УДК 582.293 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© **А. Е. Ходосовцев**

# ЛИШАЙНИКИ КАРСТОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ ЧАТЫРДАГА (КРЫМ)

A. Ye. KHODOSOVTSEV. LICHENS OF THE CHATYRDAG KARST OUTCROPS (CRIMEA)

Херсонский государственный педагогический университет
325000 Херсон, ул. 40 лет Октября, 27
Поступила 17.07.2000

Приведены данные об экотопическом распространении лишайников карста Чатырдага (Крым). На горизонтальных поверхностях известняковых обнажений отмечено 48 видов, на наклонных — 71, на вертикальных — 58, на россыпях мелких камней — 31, в трещинах с мелкоземом — 24, на почве — 20, на мхах — 16 и на растительных остатках — 21 вид. Повышение доли субаркто-альпийских и аркто-альпийских видов на верхнем плато, а континентально-ксерофитных и средиземноморско-ксерофитных на нижнем связано с климатическими особенностями ландшафтных местностей Чатырдага. Обсуждаются жизненные формы лишайников карста.
Ключевые слова: лишайники, карст, экотопическое распределение, Крым.

Ландшафты Крымского п-ова привлекали внимание исследователей еще с середины XIX в. В 1842 г. J. H. Leveille указал лишайник *Dermatocarpon miniatum* для Чатырдага, который представляет один из наиболее распространенных яйлинских ландшафтов Главной Крымской гряды. Вклад в изучение лишайников Чатырдага внесли Л. А. Ришави (1881), N. Zelenezky (1986), А. А. Еленкин (1901а, б), К. С. Мережковский (1920) (Mereschkowsky (1920)), O. Szatala (1942). Специальное изучение лихенофлоры Крыма, в том числе и Чатырдагского массива, проводилось А. Н. Окснером (1956, 1968, 1993) и Е. Г. Копачевской (1986) (Копачевська, 1961, 1963). Всего для данной территории в литературе указывалось 70 видов лишайников, в том числе 18 видов облигатно эпифитных. Особый интерес представляет Чатырдагский массив в связи со значительным числом карстовых обнажений, представляющих разнообразные экотопы для лишайников, поскольку крымские высокогорные закарстованные ландшафты уникальны.

## Рельеф и природные условия

Чатырдаг представляет собой прямоугольный горный массив площадью 28 км$^2$, вытянутый с севера на юг и резко очерченный со всех сторон крутыми обрывами (Ена, 1961). Хребет имеет 2 гипсометрических уровня: верхнее плато — 1400—1500 м с наивысшей точкой Эклизи-Бурун (1527 м) и нижнее плато — 900—1000 м с наивысшей точкой 1252 м (Леончева, 1956; Ена, 1961). Сложен массив наклонно залегающей толщей верхнеюрских известняков рифового происхождения, имеющих лузитанский, киммерийский и титонский возраст. Чатырдагский ландшафт расположен в той части Главной Крымской гряды, которую охватывает среднегодовая изотерма +4 °С. Зима здесь устойчивая, холодная, снежная, температура самого холодного месяца составляет –4 °С, средняя температура июля — +15 °С. Годовое количество осадков — около 900 мм. Значительная часть их выпадает в виде снега. Средняя толщина снежного покрова — 30—40 см, однако в воронках его толщина может достигать 100 см. Ветра сильные, особенно в холодное время года. Основой растительного покрова на верхнем и нижнем плато являются сообщества горно-степного и лугового типов, однако в средней части нижнего плато распространены лесные буково-сосновые урочища, занимающие около 10—15 % площади территории (Ена, 1961).

## Материалы и методы

Лишайники собирались на протяжении полевых сезонов 1998—1999 гг. в 53 точках Чатырдагского хр. Исследованиями были охвачены все экотопы дневной поверхности карста. Определение видового состава проводилось по общепринятой методике (Окснер, 1974; Purvis et al., 1992). Объем таксонов приводится по второму списку лишайников, лихенофильных и близких грибов Украины (Kondratyuk et al., 1998). Коллекции лишайников хранятся в Гербарии низших растений Херсонского государственного педагогического ун-та (KHER).

## Результаты и обсуждение

На обнажившихся элементах карста произрастают лишайники, являющиеся типичными представителями каменистых обнажений равнинных и горных территорий. Результаты инвентаризации собранного материала с учетом литературных данных позволили составить список лишайников карста Чатырдага, насчитывающий 174 вида, принадлежащих к 64 родам, 25 семействам, 10 порядкам и группе *Fungi imperfecti* (табл. 1, 2). Выявлено 15 видов лишайников, новых для Крымского п-ова. *Anapthychia crinalis*, *Aspicilia coronata*, *Bagliettoa baldensis*, *Caloplaca glomerata*, *C. tiroliensis*, *Collema parvum*, *Evernia terrestris*, *Lecanora agardhiana*, *Lempholemma polyanthes*, *Leptogium schraderi*, *Polyblastia gelatinosa* впервые приводятся для лихенофлоры Украины. Наибольшее число семейств, родов и видов насчитывает порядок *Lecanorales* (табл. 2). Однако наибольшее число видов представлено в сем. *Teloschistaceae* (29 видов), что характерно для кальцийсодержащих субстратов Средиземноморской обл. (Ходосовцев, 1999).

ТАБЛИЦА 1

Распределение лишайников по экотопам карста Чатырдага

| Вид | ГП | НП | ВП | К | ГрТ | Гр | М | Ро |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| #*Acarospora cervina* A. Massal. | o | o | r | r | r | — | — | — |
| *A. glaucocarpa* (Ach.) Körber | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *A. macrospora* (Hepp.) A. Massal. ex Bagl. | — | s | s | — | — | — | — | — |
| **Agonimia tristicula* (Nyl.) Zahlbr. | — | — | — | — | — | — | s | — |
| #*Anaptychia ciliaris* (L.) Körber ex A. Massal | ? | | | | | | | |
| ***A. crinalis* (Schleicher) Vežda | — | — | — | — | — | — | r | s |
| **A. bryorum* Poelt | — | — | — | — | — | — | s | s |
| **Arthonia calcicola* Nyl. | s | r | o | — | — | — | — | — |
| *A. lapidicola* (Taylor) Branch et Rostr. | — | — | — | s | — | — | — | — |
| #*Aspicilia calcarea* (L.) Mudd | o | o | o | o | — | — | — | — |
| *A. contorta* (Hoffm.) Krempelh. | o | o | r | o | — | — | — | — |
| *A. contorta* subsp. *hoffmanniana* Ekman et Fröberg | o | o | r | d | — | — | — | — |
| ***A. coronata* (A. Massal.) B. de Lesd. | s | s | s | r | — | — | — | — |
| *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flagey | — | — | — | — | — | s | — | — |
| *A. viridescens* (A. Massal.) Hue | r | r | r | — | — | — | — | — |
| *Bacidia bagliettoana* (A. Massal. et de Not.) Jatta | — | — | — | — | — | — | o | r |
| ***Baglietta baldensis* (A. Massal.) Vežda | r | r | o | r | — | — | — | — |
| *B. parmigera* (Steiner) Vežda et Poelt | s | r | o | s | — | — | — | — |
| *Botryolepraria lesdainii* (Hue) Canals, Hernandes-Marine, Gomez-Bolea et Llimona | — | — | — | — | s | — | — | — |
| *Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. | — | — | — | — | — | — | — | s |
| *Buellia epipolia* (Ach.) Mong. | o | o | o | r | — | — | — | — |
| *Buellia* aff. *chlorophaea* (Leighton) Lettau | — | r | — | — | — | — | — | — |
| *Caloplaca alociza* (A. Massal.) Mig. | r | o | d | s | — | — | — | — |
| #*C. aurantia* (Pers.) J. Steiner | | | | | | | | |
| *C. cerina* (Ehrh. ex Hedwig) Th. Fr. var. *chloroleuca* (Sm.) Th. Fr. | — | — | — | — | — | — | o | o |
| *C. chalybaea* (Fr.) Müll. Arg. | o | o | r | r | — | — | — | |
| *C. chrysophtalma* Degel. | — | — | — | — | — | — | — | s |
| *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr. | — | — | r | — | — | — | — | — |
| *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell | s | — | — | — | — | — | — | — |
| *C. dolomiticola* (Hue) Zahlbr. | r | o | r | r | — | — | — | — |
| *C. flavescens* (Huds.) J. R. Laundon | — | — | s | — | — | — | — | — |
| *C. flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth. | o | o | r | — | — | — | — | — |
| *C. inconnexa* (Nyl.) Zahlbr. | o | o | r | — | — | — | — | — |
| ***C. glomerata* Arup | — | — | — | s | — | — | — | — |
| *C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. | — | r | — | o | — | — | — | — |
| **C. litophila* H. Magn. | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *C. marmorata* (Bagl.) Jatta | r | o | r | o | — | — | — | — |
| *C. nubigena* (Krempelh.) Dalla Torre et Sarnth. | — | — | r | — | — | — | — | — |
| *C. oasis* (A. Massal.) Szatala | r | r | r | — | — | — | — | — |
| *C. ochracea* (Schaer.) Flagey | — | — | s | — | — | — | — | — |
| *C. polycarpa* (A. Massal.) Zahlbr. | — | s | r | — | — | — | — | — |
| *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *C. schaereri* (Flörke) Zahlbr. | — | r | r | — | — | — | — | — |

| Вид | ГП | НП | ВП | К | ГрТ | Гр | М | Ро |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ****Caloplaca tiroliensis* Zahlbr. | — | — | — | — | — | — | — | r |
| #*C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg. | o | d | r | o | — | — | — | — |
| *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. | o | o | r | o | — | — | — | r |
| *C. medians* (Nyl.) A. L. Sm. | s | r | o | — | — | — | — | — |
| #*C. xanthostigma* (Ach.) Lettau | — | — | — | — | — | — | — | o |
| *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. | d | o | r | s | — | — | — | — |
| *Catapyrenium cinereum* (Pers.) Körber | — | — | — | — | — | r | — | — |
| *C. squamulosum* (Ach.) Breuss | — | — | — | — | — | o | — | — |
| #*C. rufescens* (Ach.) Breuss | | | | | | ? | | |
| #*Catillaria lenticularis* (Ach.) Th. Fr. | — | — | r | — | — | — | — | — |
| *C. chalybaea* (Borrer.) A. Massal. | s | — | — | — | — | — | — | — |
| *Cercidospora ulothii* Körber [LF] | o | — | — | — | — | — | — | — |
| #*Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| #*C. islandica* (L.) Ach. | — | — | — | — | — | d | — | — |
| #*C. steppae* (Savicz) Kärnef. | — | — | — | — | — | r | — | — |
| #*Cladonia convoluta* (Lam.) Anders | — | — | — | — | — | d | — | — |
| #*C. furcata* (Huds.) Schrad. | — | — | — | — | — | d | — | — |
| #*C. pyxidata* (L.) Hoffm. s. l. | — | — | — | — | o | o | o | r |
| *C. rangiformis* Hoffm. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| *C. subrangiformis* Sandst. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| *Clauzadea immersa* (Hoffm.) Hafellner et Bellem. | s | s | — | — | — | — | — | — |
| *C. metzleri* (Körber) D. Hawksw. | — | — | — | s | — | — | — | — |
| *C. monticola* (Schaer.) Hafellner et Bellem. | — | — | r | — | — | — | — | — |
| #*Collema auriforme* (With.) Coppins et J. R. Laundon | | | | | | | | |
| #*C. cristatum* (L.) F. Weber ex F. H. Wigg. | s | o | s | — | d | — | — | — |
| *C. fuscovirens* (With.) J. R. Laundon | — | o | — | — | o | — | — | — |
| ***C. parvum* Degel. | — | — | o | — | — | — | — | — |
| #*C. polycarpon* Hoffm. | s | r | r | — | o | — | — | — |
| *C. tenax* (Swartz) Ach. em Degel. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| *C. undulatum* Laurer ex Flot. | — | r | — | — | r | — | — | — |
| #*Dactylina madreporiformis* (Ach.) Tuck. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| #*Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. | — | s | r | — | — | — | — | — |
| *Diploschistes candidissimus* (Krempelh.) Zahlbr. | — | — | s | — | — | — | — | — |
| #*D. ocellatus* (Vill.) Norman | — | — | s | — | — | — | — | — |
| *Endocarpon adscendens* (Anzi.) Müll. Arg. | — | — | — | — | r | — | — | — |
| #*Evernia prunastri* (L.) Ach. | — | — | — | — | — | — | — | s |
| ***E. terrestris* (Tomin) Golubk. | — | — | — | — | — | s | — | — |
| **Farnoldia jurana* (Schaer.) Hertel | — | — | r | — | — | — | — | — |
| *Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räsänen | — | — | — | — | r | — | — | — |
| #*F. fulgens* (Sw.) Elenkin | — | — | — | — | s | — | — | — |
| *F. schistidii* (Anzi.) Poelt | — | — | — | — | — | — | o | — |
| *Lecania rabenhorstii* (Hepp.) Arnold | r | r | r | s | — | — | — | — |
| *L. turicensis* (Hepp.) Müll. Arg. | — | — | s | — | — | — | — | — |
| ***Lecanora agardhiana* Ach. | — | o | d | — | — | — | — | — |
| *L. crenulata* Hook. | o | o | r | s | — | — | — | — |
| *L. dispersa* (Pers.) Sommerf. | o | o | r | s | — | — | — | — |
| *L. hagenii* (Ach.) Ach. | — | — | — | — | — | — | — | o |
| #*L. muralis* (Schreb.) Räsänen | d | o | r | r | — | — | — | — |

| Вид | ГП | НП | ВП | К | ГрТ | Гр | М | Ро |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Lecanora pruinosa* Chaub. | — | — | s | — | — | — | — | — |
| ***L. xanthostoma* Cl. Roux et Fröberg | o | s | — | — | — | — | — | — |
| #*Lecidea lurida* Ach. | — | r | — | — | d | — | — | — |
| *L. silacea* (Ach.) Ach. | — | — | s | — | — | — | — | — |
| *Lecidella carpathica* Körber | — | s | — | — | — | — | — | — |
| #*L. elaeochroma* (Ach.) Choisy s. l. | — | — | — | — | — | — | — | d |
| **L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuck. | r | o | o | r | — | — | — | — |
| ***Lempholemma polyanthes* (Bernh. in Schrad.) Malme | — | — | — | — | — | — | r | — |
| **Lepraria lobificans* Nyl. | — | — | s | — | r | — | — | — |
| #*Leproloma membranacea* (Dicks.) Vainio | | | | | ? | | | |
| *Leptogium gelatinosum* (With.) J. R. Laundon | — | — | — | — | o | — | o | |
| *L. lichenoides* (L.) Zahlbr. | — | — | — | — | o | — | o | |
| ***L. schraderi* (Bernh.) Nyl. | — | — | — | — | — | s | — | — |
| *L. tenuissimum* (Dicks.) Körber | — | — | — | — | — | — | o | o |
| *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner | o | o | — | — | — | — | — | — |
| #*Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner et V. Wirth. | — | — | — | — | — | o | r | r |
| #*Mycobilimbia hypnorum* (Libert) Kalb et Hafellner | | | | | | | ? | ? |
| *M. sabuletorum* (Schreb.) Hafellner | — | — | — | — | r | — | o | r |
| #*Neofuscelia ryssolea* (Ach.) Essl. | | | | | | ? | | |
| *N. pokornyi* (Zahlbr.) Essl. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| *Opegrapha calcarea* Sm. | — | s | r | — | — | — | — | — |
| #*Parmelia saxatilis* (L.) Ach. | ? | ? | | | | | | |
| *P. pastillifera* (Harm.) Hale | — | — | — | — | — | — | — | s |
| *Peccania coralloides* (A. Massal.) A. Massal. | — | — | — | — | s | — | — | — |
| #*Peltigera canina* (L.) Willd. | | | | | | ? | | |
| #*P. horizontalis* (Huds.) Baumg. | | | | | | ? | | |
| #*P. lepidophora* (Nyl. ex Vainio) Bitter | | | | | | ? | | |
| #*P. rufescens* (Weis) Humb. | — | — | — | — | — | o | o | — |
| #*Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg | — | r | — | — | — | — | — | — |
| #*Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier | r | s | — | — | — | — | — | — |
| *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr. | d | r | — | — | — | — | — | — |
| *P. semipennata* (J. F. Gmel.) Moberg | — | s | — | — | — | — | — | — |
| #*P. tribacea* (Ach.) Nyl. | ? | | | | | | | |
| #*Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon | | | | | | | | ? |
| *P. muscigena* (Ach.) Poelt. | — | — | — | — | — | — | — | r |
| #*Physconia venusta* (Ach.) Poelt. | | | | | | | | ? |
| #*Placocarpus schaereri* (Fr.) Breuss | d | o | — | r | — | — | — | — |
| #*Placynthium nigrum* (Huds.) S. O. Grey | — | r | — | — | o | — | — | — |
| *P. subradiatum* (Nyl.) Arnold | — | — | r | — | — | — | — | — |
| #*Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix et Lumbsch | — | — | — | — | — | — | — | s |
| ***Poliblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr. | — | — | — | — | — | — | s | — |
| *Polycoccum marmoratum* (Krempelh.) D. Hawksw. (LF) | r | — | — | — | — | — | — | |
| **Porina mammilosa* (Th. Fr.) Zahlbr. | — | — | — | — | — | — | s | — |
| *Protoblastenia calva* (Dicks.) Zahlbr. | — | — | r | — | — | — | — | — |
| #*P. incrustans* (DC.) J. Steiner | — | — | r | — | — | — | — | — |
| *P. rupestris* (Scop.) J. Steiner | | r | o | — | — | — | — | — |

| Вид | ГП | НП | ВП | К | ГрТ | Гр | М | Ро |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| #*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. | — | — | — | — | — | — | — | s |
| #*Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm. | — | — | — | — | s | — | — | — |
| *Rinodina bischoffii* (Hepp) A. Massal. | r | r | — | d | — | — | — | — |
| *R. calcerea* (Arnold) Arnold | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *R. immersa* (Körber) Zahlbr. | s | r | d | r | — | — | — | — |
| *R. lecanorina* (A. Massal.) A. Massal. | s | s | — | — | — | — | — | — |
| *Rinodina* sp. | — | — | — | — | — | — | — | r |
| #*Sarcogine regularis* Körber | — | — | — | r | — | — | — | — |
| #*Squamarina cartilaginea* (With.) J. R. Laundon | — | — | — | — | o | — | — | — |
| #*S. gypsacea* (Sm.) Poelt. | — | — | — | — | — | — | s | — |
| #*S. lentigera* (F. C. Weber) Poelt. | | | | | | | | |
| *Synalissa symphorea* (Ach.) Nyl. | — | — | r | — | o | — | — | — |
| *Thelidium decipiens* (Hepp) Krempelh. | — | — | o | — | — | — | — | — |
| **T. incavatum* Mudd | — | r | o | — | — | — | — | — |
| *T. papulare* (Fr.) Arnold | — | o | r | — | — | — | — | — |
| *Thyrea* aff. *confusa* Henssen | — | s | — | — | — | — | — | — |
| #*Toninia athallina* (Hepp.) Timdal | ? | ? | | | | | | |
| #*T. candida* (F. Weber) Th. Fr. | — | — | — | — | o | — | — | — |
| *T. cinereovirens* (Schaer.) A. Massal. | — | — | — | — | s | — | — | — |
| *T. opuntioides* (Vill.) Timdal | — | — | — | — | r | — | — | — |
| #*T. sedifolia* (Scop.) Timdal | — | — | — | — | d | — | — | — |
| #*T. taurica* (Szat.) Oxner | — | — | — | — | r | — | — | — |
| #*Verrucaria calciseda* auct. | o | r | — | — | — | — | — | — |
| *V. caerulea* DC. | o | o | — | — | — | — | — | — |
| *V. fuscula* Nyl. | s | — | — | — | — | — | — | — |
| *V. glaucina* auct. | r | — | — | — | — | — | — | — |
| *V. lecideoides* Trevis. | r | r | — | — | — | — | — | — |
| *V. marmorea* (Scop.) Arnold | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *V. muralis* Ach. | — | — | — | r | — | — | — | — |
| #*V. nigrescens* Pers. | r | o | s | d | — | — | — | — |
| #*V. umbrinula* Nyl. | | | | ? | | | | |
| *V. viridula* (Schrad.) Ach. | — | — | — | r | — | — | — | — |
| #*Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale s. l. | — | — | — | — | — | o | — | — |
| #*X. conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale | ? | | | | | | | |
| *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr. | d | o | — | — | — | — | — | — |
| *X. papillifera* (Vainio) Poelt. | d | r | — | — | — | — | — | — |
| *X. parietina* (L.) Th. Fr. | — | s | — | — | — | — | — | — |
| *X. sorediata* (Vainio) Poelt. | o | s | — | — | — | — | — | — |
| | 48 | 71 | 58 | 31 | 24 | 20 | 16 | 21 |

Примечание. ГП — горизонтальные поверхности; НП — наклонные поверхности; ВП — вертикальные поверхности; К — россыпи камней; ГрТ — трещины в известняках с мелкоземом; Гр — почва; М — мхи; Ро — растительные остатки; d — доминирующие виды; o — обычные виды; r — редкие виды; s — единичные находки; * — виды, новые для Крыма; ** — виды, новые для Украины; # — виды, приводимые по литературным данным; ? — предполагаемый экотоп.

ТАБЛИЦА 2

Таксономическая насыщенность порядков лишайников карста Чатырдага

| Порядок | Количество | | |
|---|---|---|---|
| | семейств | родов | видов |
| *Arthoniales* | 2 | 2 | 3 |
| *Dothideales* | 1 | 2 | 2 |
| *Lecanorales* | 14 | 37 | 103 |
| *Lichinales* | 1 | 4 | 4 |
| *Ostropales* | 1 | 1 | 2 |
| *Peltigerales* | 2 | 2 | 6 |
| *Pertusariales* | 1 | 1 | 1 |
| *Teloschistales* | 1 | 3 | 29 |
| *Trichotheliales* | 1 | 1 | 1 |
| *Verrucariales* | 1 | 9 | 23 |
| *Fungi imperfecti* | — | 2 | 2 |
| Всего | 25 | 64 | 174 |

Наиболее распространенными видами являются эпилиты *Lecanora muralis*, *Placocarpus schaereri*, *Caloplaca variabilis*, *Collema cristatum*, *Rinodina immersa*, *Xanthoria elegans*. Среди редких лишайников следует отметить *Anaptychia bryorum*, *Aspicilia fruticulosa*, *Caloplaca glomerata*, *Clauzadea immersa*, *Evernia terrestris*, *Leptogium schraderi*, *Peccania coralloides*, *Polyblastia gelatinosa*, *Porina mammilosa*. Некоторые из видов *Botryolepraria lesdainii*, *Bryoria implexa*, *Caloplaca flavescens*, *Diploschistes candidissimus*, *D. ocellatus*, *Verrucaria marmorea*, встречающиеся здесь единично, являются обычными в других частях Крымского п-ова.

Среди экотопов карста, где хорошо развиты лишайники, можно выделить горизонтальные, наклонные и вертикальные поверхности известняковых обнажений, трещины в известняке с мелкоземом, россыпи мелких камней, почвенные экотопы, а также специфические экотопы, связанные с мхами и растительными остатками.

Горизонтальные поверхности каменистых обнажений характеризуются повышенной нитрофильностью, что благоприятствует образованию сообществ с доминированием *Physcia caesia*, *Xanthoria papillifera*, *Placocarpus shaereri*, *Acarospora cervina*, *Lobothallia radiosa*, причем пионерные стадии зарастания здесь практически не встречаются. Только возле разработок пещеры Эмине-Баир-Хосар на вывернутых из-под земли каменных валунах были отмечены *Caloplaca saxicola*, *C. decipiens*, *Phaeophyscia orbicularis*. Всего здесь отмечено 48 видов лишайников с разной встречаемостью (табл. 1).

Вертикальные поверхности занимают площади от нескольких десятков квадратных дециметров — на вертикалях карровых ножей — до нескольких десятков метров на вертикальных скальных яйлинских обрывах. Здесь произрастают в основном эндолитные лишайники *Arthonia calcicola*, *Bagliettoa baldensis*, *Lecanora agardhiana*, *Protoblastenia incrustans*, *Rinodina immersa*, *Thelidium incavatum*, *Verrucaria calciseda* и др. У некоторых из них плодовые тела полностью погружены в субстрат. Анализ жизненных форм (Голубкова, 1983) показал, что в данных экотопах возрастает количество эндогенных жизненных форм (рис. 1). Эндолитные лишайниковые сообщества (чаще Rinodinion immersae Roux.) занимают значительные площади на вертикалях. Возможно, такая жизненная форма позволяет лишайникам переносить экстремальные условия существования, особенно в зимний период. Зимой на яйлах Крымского п-ова наблюдаются сильные ветры при частом выпадении снега. Именно в этот период вертикальные поверхности карстовых образований, возможно, наиболее подвержены механическому воздействию крупинок льда, особенно при ураганных

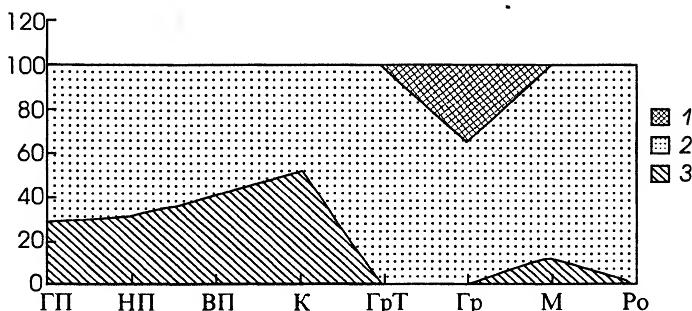



Рис. 1. Соотношение жизненных форм лишайников (%) в основных экотопах карста Чатырдага.

*1* — эндогенные, *2* — эпигенные, *3* — свободноживущие лишайники. По оси абсцисс — экотопы карста Чадырдага: ГП — горизонтальные поверхности, НП — наклоненные поверхности, ВП — вертикальные поверхности, К — россыпи камней, ГрТ — трещины с мелкоземом, Гр — почва, М — мхи, Ро — растительные остатки; по оси ординат — число видов лишайников, %.

порывах ветра около 40 м/с. Совместное действие этих факторов приводит к повреждению ареол эпигенных лишайниковых слоевищ. По-видимому, эндогенные формы лишайников, защищенные самим субстратом, наиболее устойчивы к этому воздействию, что объясняет их преобладание на вертикальных открытых известняковых поверхностях. На затененных, более защищенных от ветра вертикальных участках карста, занимающих небольшие территории, можно встретить сообщества с участием *Caloplaca citrina*, *Collema parvum*, *C. cristatum*, *Dermatocarpon miniatum*, *Opegrapha calcarea*. Чаще такие сообщества можно найти на участках северной экспозиции, хотя затенение расположенных рядом карстовых гребней приводит к образованию сходных условий на поверхностях различных экспозиций. Всего для вертикальных экотопов нами было зарегистрировано 54 вида лишайников (табл. 1).

Наклоненные под различным углом (от 20 до 60°) поверхности известняковых обнажений характеризуются максимальным разнообразием лишайников, что можно объяснить микрорельефным экотонным эффектом, который возникает между вертикальными и горизонтальными поверхностями. Сложная морфология поверхности с различно ориентированными выступами и углублениями обеспечивает произрастание 71 вида лишайников (табл. 1).

Весьма своеобразными нестабильными экотопами являются мелкие камешки, встречающиеся на яйле, особенно по краям обрывов. Нестабильность данного экотопа (Fröberg, 1989) связана с возможностью камня погрузиться в почву или передвинуться на другое место под действием дождевых и талых вод. На небольших камешках (размером до 1 см в диам.) поселяются *Aspicilia contorta* subsp. *hoffmaniana*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, *V. viridula*, причем в большинстве случаев здесь встречаются стерильные слоевища. Эти виды можно встретить и на нижней, обращенной к земле, стороне камешков. По-видимому, лишайники, обитающие на относительно подвижном субстрате, приспособлены к кратковременному существованию без доступа света. На камешках размером до 5 см в диам. можно найти лишайниковые сообщества с доминированием *Aspicilia contorta*, *Rinodina bischofii*, *Caloplaca marmorata*. Только для таких экотопов характерны *Clauzadea metzlerii*, *Caloplaca glomerata*, *Sarcogine regularis* и *Verrucaria viridula*. На устойчивых, зафиксированных в почве камнях диаметром более 10 см образуются сообщества с участием *Caloplaca flavovirescens*, *Lecanora muralis*, *Placocarpus schaereri* и др., подобные сообществам на нитрофильных горизонтальных поверхностях. В данном экотопе нами был встречен 31 вид лишайников (табл. 1), причем около 50 % видов (рис. 1) имели эндогенную жизненную форму, что связано с частыми механическими воздействиями на субстрат водных потоков и подвижностью самого субстрата.

Подушки мохообразных, удерживающие значительно больше влаги, чем голые камни, служат своеобразным гетерогенным экотопом для существования некоторых видов лишайников (табл. 1). Некоторые виды, например *Fulgensia schistidii*, *Porina*

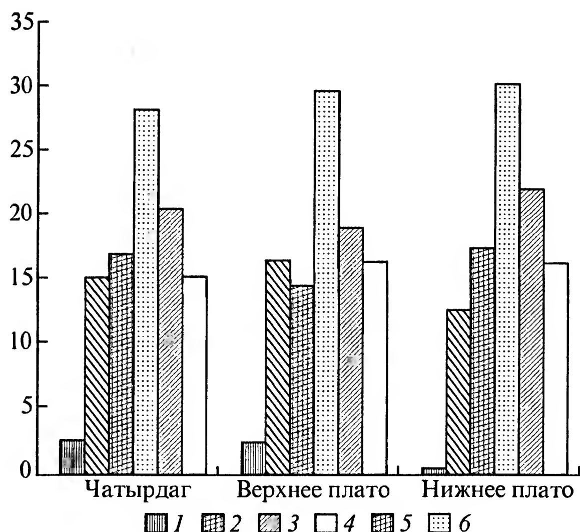



Рис. 2. Распределение фитоклиматических элементов лихенофлоры карста Чатырдага.

По оси абсцисс — фитоклиматические элементы: *1* — аркто-альпийский, *2* — континентально-ксерофитный, *3* — средиземноморско-ксерофитный, *4* — субаркто-альпийский, *5* — умеренно-ксерофитный, *6* — умеренный; по оси ординат — число видов лишайников, %.

*mammilosa*, *Lempholemma polyanthes*, были найдены на мхах, растущих исключительно на скалах, другие (*Megaspora verrucosa*, *Bacidia bagliettoana*, *Anaptychia bryorum* и др.) — на мхах, обитающих на почве.

На растительных остатках и одревесневающих частях полукустарничков отмечены виды (табл. 1), не встречающиеся в других экотопах карста: *Bryoria implexa*, *Caloplaca tiroliensis*, *Candelariella xanthostigma*, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea*, *Pleurosticta acetabulum* и др. Некоторые из них характерны для лесных экотопов, расположенных ниже яйлы.

Расщелины в известняке с мелкоземом являются обычным экотопом для произрастания представителей рода *Toninia*, которые имеют корнеобразно разветвленные ризогифы, иногда в несколько раз превышающие высоту ареол и глубоко проникающие через частички мелкозема внутрь субстрата, тем самым довольно крепко закрепляя слоевище. Здесь нами отмечено 5 представителей *Toninia* (табл. 1). Расщелины в скалах служат основным экотопом для *Endocarpon adscendens*, *Fulgensia bracteata*, *F. fulgens*, *Lecidea lurida*, *Peccania coralloides*, *Squamarina cartilaginea*.

Лишайники, встречающиеся на почве, отличались от эпигейных видов, которые развивались на мелкоземе в расщелинах скал, не только по видовому составу, но и по жизненным формам (рис. 1). Некоторая часть напочвенных яйлинских лишайников относится к субэпигеидам, которые не имеют плотного контакта с почвой и развиваются в подушке на расстоянии 2—3 см от почвы (Макрый, 1990). Большинству субэпигеидов присуща свободноживущая жизненная форма (Голубкова, 1983). Однако название «свободноживущие» употребляется здесь в довольно широком смысле. Например, *Dactylina madreporiformis* образует в местах соприкосновения с субстратом гаптеры (Окснер, 1974). Благодаря разветвленной кустистой форме свободноживущие субэпигеиды хорошо приспособлены для закрепления (вернее, запутывания) среди травянистой растительности яйлы. Такая жизненная форма позволяет лишайникам не только захватывать новые местообитания на яйле, но и не сдуваться с поверхности почвы под воздействием сильных, часто ураганных ветров. Среди лишайников напочвенных экотопов обычными видами были *Cetraria aculeata*, *Cladonia pyxidata*, *Leptogium teretiusculum*, *Megaspora verrucosa*. На высоте около 1500 м над ур. м. на верхнем плато довольно обильно встречалась *Dactylina madre-*

*poriformis*, а также единичные популяции *Anaptychia crinalis*, *Catapyrenium cinereum*, *Evernia terrestris*, *Physconia muscigena*. На нижнем плато, не переходя отметки 1200 м над ур. м. частыми были *Xanthoparmelia* aff. *camtschadalis*, *Cetraria steppae*, *Catapyrenium squamulosum*, изредка — *Aspicilia fruticulosa*, *Leptogium schraderi*. Такое распределение связано с климатическими особенностями ландшафтных местностей верхнего и нижнего плато.

Проведенный нами фитоклиматический анализ лихенофлоры карста Чатырдага, основанный на выделении фитоклиматических элементов — группы лишайников, для которых оптимальными являются регионы с характерными особенностями климата (Ходосовцев, 1999), показал доминирование умеренных видов лишайников, а также довольно высокий процент континентально-ксерофитных, средиземноморско-ксерофитных и субаркто-альпийских видов (рис. 2). Как было показано (Nimis, Losi, 1984; Nimis, Tretiach, 1995), фитоклиматические группы отражают общие климатические параметры территорий. Видовой состав лишайников верхнего и нижнего плато Чатырдага отличался незначительно, соответственно 160 и 163 вида. Однако при сравнении распределения фитоклиматических элементов на уровне этих ландшафтных местностей Чатырдага было отмечено повышение доли арктоальпийских и субарктоальпийских видов (рис. 2) на верхнем плато, тогда как нижнее плато характеризовалось повышенным количеством средиземноморско-ксерофитных континентально-ксерофитных видов. Причем если изменения фитоклиматических элементов в экотопах на каменистых субстратах были незначительными, то в экотопах, связанных с грунтом, мхами и растительными остатками, колебания на уровне ландшафтных местностей были максимальными. По всей видимости, такое распределение связано с тем, что каменистые карбонатные экотопы стабилизируют общие климатические изменения на различных высотных уровнях, приводя к унификации лихенофлоры, тогда как эпигейные, субэпигейные, эпифитореликвитные и эпибриофитные виды наиболее зависимы от климатических факторов. В первую очередь это — общее количество осадков, которое колеблется от 1000 мм для западных высоких яйл и около 600 мм для восточных, низких яйл; температурный режим — средняя годовая температура для западных яйл 4—5 °С, для восточных 13—14 °С, а также коэффициент увлажнения, который изменяется от 2.94 до 1 соответственно (Ведь, 1999). Чатырдагский хребет по своим ландшафтным и климатическим показателям находится на стыке западных и восточных яйл, что и объясняет изменения в структуре фитоклиматических элементов верхнего и нижнего плато.

## Благодарности

Автор статьи признателен С. Я. Кондратюку (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины) за помощь на всех этапах написания статьи; В. Г. Ене (Таврический ун-т) и Ал. В. Ене (Симферопольский аграрный ун-т) за помощь в работе с литературными источниками и обсуждение работы; А. Гуттовой (Институт ботаники, Братислава, Словакия) за определение некоторых видов рода *Leptogium*. Работа была частично поддержана проектом INTAS № 9730778.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ведь В. П.* Климат // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Вопросы развития Крыма. 1999. № 11. С. 10—12.

*Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

*Еленкин А. А.* Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоисп. 1901а. № 32. Вып. 1. С. 1—10.

*Еленкин А. А.* Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalium. Fasc. II—IV // Тр. Имп. С.-Петербургского сада. 1901б. № 19. Вып. 1. С. 1—52.

*Ена В. Г.* Чатырдагский ландшафт Главной Крымской гряды // Вестн. Московск. ун-та. 1961. № 4. С. 15—22.

*Копачевська Є. Г.* Нові для Криму лишайники // Укр. бот. журн. 1961. Т. 18. № 3. С. 96—101.

*Копачевська Є. Г.* Матеріали до вивчення ліхенофлори лісів Кримського державного заповідно-мисливського господарства // Питання фізіології, цитоембріології флори України. Київ, 1963. С. 211—223.

*Копачевская Е. Г.* Лихенофлора Крыма и ее анализ. Киев, 1986. 296 с.

*Леончева Н. В.* Карст Чадырдага // Вопр. карста на юге европейской части СССР. Киев, 1956. С. 107—114.

*Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.

*Мережковский К. С.* Список лишайников Крыма // Тр. Бот. музея РАН. 1920. Вып. 18. С. 141—180.

*Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1956. Т. 1. 495 с.

*Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1968. Т. 2. Вып. 1. 500 с.

*Окснер А. М.* Определитель лишайников СССР (морфология, систематика и географическое распространение). Л., 1974. Вып. 2. 283 с.

*Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1993. Т. 2. Вип. 2. 544 с.

*Ришави Л. А.* Материалы для лихенологической флоры Крыма // Записки новороссийского общ-ва естествоисп. 1881. Т. 7. № 2. С. 1—10.

*Ходосовцев О. Є.* Лишайники причорноморських степів України. Київ, 1999. 236 с.

*Fröberg L.* The calcicolous lichens on the Great Alvar of Oland, Sweden. Lund, 1989. 109 p.

*Kondratyuk S. Y., Khodosovtsev A. Y., Zelenko S. D.* The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. Kiev, 1998. 180 p.

*Leveille J. H.* Observation medicales et enumeration des plantes recueillies en Tauridae // Voyage dans la Russie Meridionale de la Crimea de M Anatole de Demidoff. Paris, 1842. T. 2. P. 135—152.

*Mereschkowsky C.* Enumeratio lichenum in peninsula Taurica hucusgue congitorum // Bull. Soc. bot. France. 1920. Vol. 67. P. 186—197; 284—295.

*Nimis P. L., Losi L.* Lichens as phytoclim atical indicators in the Trieste Kars // Gortania. 1984. N 5. P. 63—80.

*Nimis P. L., Tretiach M.* The lichens of Italy — a phytoclimatical outline // Crypt. Bot. 1995. N 5. P. 199—208.

*Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M.* The lichen flora of Great Britain and Irland // Nat. Hist. Mus. Publ. London, 1992. 710 p.

*Szatala O.* Lichenes in peninsula Taurica et in Caucaso ab F. Kamieński, D. Sosnowsky et E. Keonig collecti // Borbasia. 1942. Vol. 4. N 1/6. P. 70—96.

*Zelenezky N.* Materiaux pour l'etude de la flora lichenologique de la Crimee // Bull. Herb. Boisier. 1896. Vol. 4. N 7. P. 529—537.

## SUMMARY

Data are given on distribution of lichens of the Chatyrdag karst by ecotopes. 48 species are recorded on horizontal surfaces of limestone outcrops, 71 species on inclined surfaces, 58 on vertical ones, 31 on stone fields, 24 in fissures with finegrained soil, 20 on soil, 16 on mosses and 21 species on plant remains. Increase of the share of subarctic-alpine and arctic-alpine species on the upper plateau, and that of continental-xerophytic and mediterranean-xerophytic ones on the lower plateau is related to the climatic features of the Chatyrdag landscape areas. Life forms of the karst lichens are discussed.

---

УДК 582.918.3(571.1/6)

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© Н. К. Ковтонюк

# СКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДОВ *ANDROSACE* И *DOUGLASIA* (*PRIMULACEAE*) СЕВЕРНОЙ АЗИИ

N. K. KOVTONYUK. SEED SURFACE SCULPTURE IN RELATION TO TAXONOMY OF THE GENERA *ANDROSACE* AND *DOUGLASIA* (*PRIMULACEAE*) OF THE NORTHERN ASIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск
E-mail: NKovtonyuk@csbg.nsc.ru

Поступила 28.05.2001

С помощью СЭМ исследована скульптура поверхности семян 13 видов из 4 секций рода *Androsace* и 2 видов рода *Douglasia*. Обсуждаются границы и видовой состав родов, приводятся дополнительные диагностические признаки, подтверждается самостоятельность рода *Douglasia*.

Ключевые слова: систематика, *Primulaceae*, *Androsace*, *Douglasia*, Северная Азия.

В таксономической литературе нет единого мнения по поводу самостоятельности рода *Douglasia* и спорным остается вопрос об объеме рода *Androsace*. Оба рода принадлежат трибе *Primuleae* сем. *Primulaceae*. Ряд авторов рассматривают *A. ochotensis* Wild. ex Roem. et Shult. в составе рода *Androsace* (Шишкин, Бобров, 1952; Коробков, 1980; Куваев, Пирожкова, 1987). Другие исследователи признают самостоятельность рода *Douglasia* (Пробатова, 1987; Kelso, 1992; Kelso et al., 1994; Anderberg, Kelso, 1996; Мазуренко, Хохряков, 1996).

В задачи исследования входило изучение скульптуры поверхности семян первоцветных Северной Азии с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) с целью выявления дополнительных диагностических признаков и уточнения границ *Androsace* и *Douglasia*. Ранее подобные карпологические исследования проводились для рода *Primula* (Ковтонюк, 1997б, 1998, 1999а), что позволило выявить дополнительные диагностические признаки на уровне секций и высказать предположение о направлении эволюции семян в роде *Primula*.

В систематике рода *Androsace* использовали в качестве диагностических следующие признаки: жизненную форму растений, плотность дерновин и листовых розеток, форму листовой пластинки, соотношение длины листовой пластинки и черешка, характер опушения различных частей растения, соотношение длины венчика и чашечки, длину цветочной стрелки и прицветников, число цветков в соцветии. Хотя проломники имеют семена с выраженной и достаточно рельефной скульптурой поверхности, в литературе очень мало информации об изучении их структуры с помощью СЭМ. Этот признак не использовался ранее как систематический, есть лишь данные о количестве семян в коробочке и весе семян 18 видов проломников Пакистана (Nasir, 1985). Описание скульптуры поверхности семян *Androsace maxima* L. приводится в работе ботаников из Индии (Malathi et al., 1988). Подобные исследования по роду *Douglasia* не проводились. Сравнительный анализ структуры семян в сем. *Primulaceae* проведен Е. Н. Немирович-Данченко (1992), из проломников в этой работе упоминаются *A. septentrionalis* L. и *A. elongata* L. Интерес представляет работа A. Anderberg, S. Kelso (1996) по использованию в построении филогении *Primulaceae* формы стенок клеток эндосперма у видов родов *Androsace*, *Douglasia* и *Vitaliana* Sesler. Авторы исследовали различия в утолщениях клеточных стенок эндосперма 7 видов *Douglasia*, 28 видов *Androsace* и единственного вида монотипного рода *Vitaliana*. Оказалось, что в роде *Douglasia*, в том числе у *D. ochotensis* (Wild. ex Roem. et Schult.) Hult., *D. arctica* W. Hooker и *D. alascana* (Coville et Standley ex Hulten) S. Kelso, а также в роде *Vitaliana* стенки клеток эндосперма имеют неравномерные утолщения, которые на срезах выглядят как узкие перетяжки, тогда как в эндосперме семян *Androsace* и *Prumula* обнаружены равномерно утолщенные стенки клеток без перетяжек.

Плоды у проломников — одногнездные многосемянные коробочки. Семена мелкие, коричневые или темно-коричневые, почти черные. Форма семян проломников, как и у первоцветов (Ковтонюк, 1999а), зависит от положения семян в коробочке и может варьировать от угловатой до овальной. Следовательно, форма семян не может служить диагностическим признаком в роде *Androsace*.

Род *Androsace* был описан К. Линнеем в 1753 г. (Linneus, 1753). В начале XX в. F. Pax, R. Knuth (1905) опубликовали систему рода, включающую 84 вида *Androsace*, объединенных в 4 секции. К настоящему времени насчитывается около 100 видов *Androsace*, распространенных в основном в Евразии, с наибольшей их концентрацией в горах Восточной Азии, на Кавказе и в Альпах (Шишкин, Бобров, 1952; Chant, 1993). В Северной Азии произрастает около 20 видов проломников (Ковтонюк, 1999б; Kovtonyuk, 1999). Согласно последней опубликованной системе рода *Androsace* (Куваев, Пирожкова, 1987), 13 видов проломников, семена которых нам удалось исследовать с помощью СЭМ, принадлежат 4 секциям: *Androsace* (=*Andraspis* Duby), *Samuelia* Schlecht., *Megista* Schlecht. и *Chamaejasme* Koch. Неохваченной исследованием осталась лишь секц. *Pseudodouglasia* Ovcz. с единственным видом *A. bryomorpha* Lipsky. *D. ochotensis* по системе В. Б. Куваева и Н. М. Пирожковой входит в состав рода *Androsace*, в секц. *Chamaejasme* Koch и подсекц. *Aretia* (L.) Schischk. et Bobrov.

В Северной Америке отмечено лишь 6 видов проломников, преимущественно в Западных Кордильерах (Robbins, 1944); это 4 одно-двулетних вида: *A. filiformis* Retz., *A. septentrionalis*, *A. elongata* subsp. *acuta* (Greene) G. T. Robbins и *A. occidentalis* Pursh. Из них только последний вид имеет полностью североамериканское распространение (Kelso, 1992), тогда как *A. filiformis* и *A. septentrionalis* — широкораспространенные виды, отмеченные как на Евроазиатском континенте, так и в Северной Америке. В Северной Америке произрастают также 2 многолетних арктоальпийских вида — *A. chamaejasme* Host. (*A. lehmaniana* Spreng.), встречающийся от Евразии до Аляски и штата Колорадо, и *A. carinata* Torr., который большинством американских авторов принимается как синоним *A. chamaejasme*.

Род *Douglasia* описан J. Lindley (1827) и назван в честь коллектора типа Дэвида Дугласа. Ареал рода — северо-западная часть Северной Америки от Аляски до Северо-Западных территорий Канады и на юг — через Скалистые горы до провинций Британская Колумбия и Альберта в Канаде и штатов Вашингтон, Айдахо, Монтана и Вайоминг в США (Henderson, 1981; Kelso et al., 1994). *Douglasia* насчитывает 9 видов с довольно ограниченными ареалами в северо-западной части Северной Америки; долгое время считалось, что во флоре России этого рода нет (Pax, Knuth, 1905; Коробков, 1980; Ковтонюк, 1997а), лишь позднее установлено, что *D. ochotensis* (Wild.) Hulten заходит в притихоокеанские районы Северной Азии (Пробатова, 1987; Ковтонюк, 1999б, 2000; Kovtonyuk, 1999).

L. Constance (1938) и D. Henderson (1981) подчеркивали, что эндемизм в роде *Douglasia* представляет собой классический случай аллопатрического видообразования. Так, *D. beringensis* S. Kelso, Jurtzev et D. F. Murray встречается только на палеозойских мраморных отложениях п-ова Сьюард (Аляска). Виды *D. beringensis*, *D. arctica* и *D. gormanii* Constance образуют группу тесно связанных таксонов, возможно являющихся дериватами кордильерских видов из области максимального оледенения или максимального продвижения на юг плейстоценового кордильерского оледенения (Kelso et al., 1994). Другой более южный вид — *D. montana* A. Gray — из штатов Монтана, Айдахо, Вайоминг и провинции Британская Колумбия близок *D. beringensis* и, вероятно, проникновение его предкового типа в район Аляски—Юкона могло происходить во время климатических и ледниковых колебаний в раннем плейстоцене до тех пор, пока маршрут миграции не был блокирован ледниками. Видообразование в этих первоначальных популяциях, возможно, протекало в течение последующих межледниковых периодов, когда сухие альпийские области были изолированы друг от друга лесными долинами и низменностями. Во время позднего плейстоценового оледенения эти аллопатрические популяции сохранились в отдель-

ных неоледеневших горных участках, обычных в Берингии в это время, и могли даже расширить свои пределы.

Филогенетическая система рода *Douglasia* разработана недостаточно, есть попытка выделения 2 секций на основе различий в форме листьев и соцветий (Мазуренко, Хохряков, 1996), при этом *D. alascana* (Coville et Standl. ex Hulten) S. Kelso авторы системы относят к роду *Androsace*.

Спорный вопрос о таксономической самостоятельности рода *Douglasia* и объеме рода *Androsace* возник, вероятно, как результат некоторой изолированности основных ареалов этих 2 родов (евроазиатский ареал рода *Androsace* и североамериканский ареал рода *Douglasia*) и малой доступности массовых гербарных сборов с различных континентов как для ботаников Северной Азии, так и для ботаников Северной Америки.

## Материал и методика

Материалом для исследования послужили семена 13 видов рода *Androsace* и 2 видов рода *Douglasia*. Семена проломников были собраны во время экспедиционных работ в различных регионах Сибири либо взяты у гербарных образцов, хранящихся в Гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK, NS), Томского государственного ун-та (TK), Ботанического ин-та им. Комарова РАН (LE), Московского государственного ун-та (MW). Семена видов *Douglasia* взяты у гербарных образцов. Ниже приводится список видов с указанием образцов, с которых сделаны фотографии, приведенные в статье.

Род *Androsace*, секц. *Androsace*:

*A. lactiflora* Fischer ex Duby: оз. Байкал, бухта Малая Коса, песчаный остепненный берег, 7 VII 1967, Т. Егорова, В. Сипливинский (TK).

*A. septentrionalis* L.: Алтай, Кош-Агачский р-н, плато Укок, верховье р. Ильдегем, луговая степь по южному склону, 25 VIII 1985, Р. Фризен (NSK).

*A. filiformis* Retz.: Якутия, Усть-Янский р-н, пос. Усть-Куйга, пушицево-моховое болото, N 1030, 06 VIII 1988, С. Бубнова, Е. Щенникова (NSK).

*A. fedtschenkoi* Ovcz.: Республика Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Моген-Бурен, N 1973, 1 VIII 1982, аноним (LE).

Секция *Megista*:

*A. maxima* L.: Якутия, окр. с. Булунняхтях, на левом берегу р. Лены, против устья Ботомы, 1967, аноним (TK).

Секция *Samuelia*:

*A. gmelinii* (Gaertner) Roemer et Schult.: Республика Тува, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Булун-Терек, пойма р. Ча-Холь, заросли караганы, 22 VII 1977, А. Куминова, Т. Мальцева (NSK).

Секция *Chamaejasme*:

*A. dasyphylla* Bunge: Республика Тува, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Самагалтай, каменистая мятликово-тонконоговая степь с караганой, 02 VII 1986, Е. Рыбинская (NSK).

*A. incana* Lam.: Бурятия, Кяхтинский р-н, р. Чикой, щебнистый гребень, 15 VII 1987, Н. Фризен (NSK).

*A. ovczinnikovii* Schischk. et Bobr.: Алтай, долина р. Куюм, близ устья р. Нижн. Корочи, крутой каменистый склон, 17 VII 1915, П. Крылов (TK).

*A. bungeana* Schischk. et Bobr.: Красноярский край, п-ов Таймыр, р. Фомич, на слабо задернованном основании склона речной террасы, 15 VIII 1979, N 504, Н. Водопьянова, Р. Крогулевич (NSK).

*A. gorodkovii* Ovcz. et Karav.: Якутия, Булунский р-н, окр. пос. Ньюйба, приморские галечники, обильно, 21 VIII 1960, Б. Юрцев (MW).

*A. triflora* Adams: Красноярский край, плато Путорана, оз. Богатырь, на северо-восточном склоне щебнистой горы, N 1223, 27 VIII 1970, Н. Водопьянова (NSK).

*A. capitata* Willd. ex Roem. et Schult.: Камчатка, Усть-Камчатский р-н, вулкан Толбачинский, плоская горная ложбина у ручья, h = 1000 м, тундра, 31 VII 1973, аноним (NSK).

Род *Douglasia*:

*D. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult.: Якутия, Момский р-н, на юго-запад от пос. Сагыр, нижнее течение р. Муксу, 12 VII 1957, аноним (LE).

*D. arctica* W. Hooker.: Richardson Mountains, from the vicinity of Summit Lake, 136°28′ W; 67°42′ N; common on stable scree slopes and fell field, Hills rising S. W. of Summit Lake. C. 2000 elev., 1 mile from lake. N 1315. 28.07.1961, J. Packer (NSK).

Съемка проводилась по ранее описанной методике (Ковтонюк, 1999а), на узкую мелкозернистую пленку, при увеличении от 20 до 300 раз, с тем чтобы получить общий вид семени и фрагмент срединной части семени.

## Результаты и обсуждение

В секц. *Megista* изучены семена *A. maxima* (табл. I, *1, 2*). Клетки экзотесты в виде 4—6-угольников, периклинальные стенки их слегка вдавленные, антиклинальные стенки более плотные, тесно прижатые друг к другу, что обусловливает мелкосетчатую структуру поверхности семян.

В секц. *Samuelia* изучены семена *A. gmelinii* (табл. I, *3, 4*). Клетки наружной экзотесты семян овальные или округлые, их периклинальные стенки вогнутые, запавшие внутрь, антиклинальные стенки более жесткие, плотно прижатые друг к другу, образующие хорошо заметный край, что обусловливает мелкоямчатую структуру поверхности семян.

В типовой секц. *Androsace* изучены семена *A. lactiflora* (табл. I, *5, 6*), *A. septentrionalis* (табл. II, *1, 2*), *A. fedtschenkoi* (табл. II, *3, 4*) и *A. filiformis* (табл. II, *5, 6*). У всех этих видов клетки экзотесты поверхности семян с хорошо выраженными антиклинальными стенками и вдавленными периклинальными стенками, образующими мелкосетчатую структуру поверхности семян. Семена этих видов различаются по размерам: у *A. lactiflora* — 1.5—2.6 мм дл., у *A. septentrionalis* — 1.1—1.2 мм дл., у *A. fedtschenkoi* — 1.5—1.7 мм дл. и самые мелкие у *A. filiformis* — 0.4—0.6 мм дл. Кроме того, отличия проявляются в глубине ячеек, степени изогнутости стенок ячеек, наличии или отсутствии межклетников между клетками экзотесты. Так, для *A. fedtschenkoi* (табл. II, *3*) характерны общие или слитные стенки ячеек, а на поверхности семян *A. lactiflora* (табл. I, *6*) и *A. septentrionalis* (табл. II, *2*) видны межклетники.

В секц. *Chamaejasme* изучены семена 7 видов. У *A. ovczinnikovii* (табл. III, *1, 2*), *A. incana* (табл. III, *3, 4*) и *A. dasyphylla* (табл. III, *5, 6*) клетки экзотесты в очертаниях овальные или округлые, иногда искривленные. Периклинальные стенки чуть вдавленные, антиклинальные стенки толстые, неплотно прижаты друг к другу, образуют мелкоямчатую структуру поверхности семян с толстыми краями ямок. У *A. bungeana* (табл. IV, *1, 2*) и *A. capitata* (табл. IV, *3, 4*) обнаружена схожая структура поверхности семян. Это 2 близких викарирующих вида, относящиеся к одной подсекции *Chamaejasmoideae* (Hand.-Mazz.) Schischk. et Bobr. Периклинальные стенки клеток экзотесты семян слегка вогнутые и складчатые, антиклинальные стенки извилистые, но глубина «ямок» меньше, особенно у *A. bungeana*. У *A. triflora* (табл. IV, *5, 6*) и *A. gorodkovii* (см. рисунок, *1, 2*) периклинальные стенки вогнутые, края «ямок», т. е. антиклинальные стенки, более тонкие, поэтому границы клеток кажутся более четкими. На поверхности семян *A. triflora* (табл. IV, *6*) видны межклетники, а также слабо выраженные кольцевидные утолщения, что отличает этот вид от *A. gorodkovii* и несколько сближает с видами рода *Douglasia*.

Уникальной, отличной от всех изученных видов проломников, оказалась структура поверхности семян *D. ochotensis*. У этого вида (см. рисунок, *3, 4*) на ультраскульптурном уровне на периклинальных и антиклинальных клеточных стенках хорошо видны многочисленные мелкие кольцевидные утолщения неправильной формы. Подобную структуру поверхности клеточных стенок экзотесты имеют семена североамериканского вида *Douglasia arctica* (см. рисунок, *5, 6*).

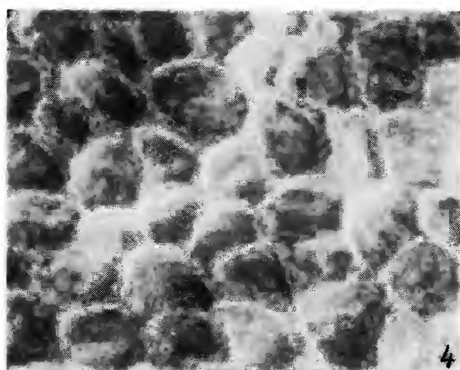
Анализ литературных данных по изучению морфологии стенок клеток эндосперма семян первоцветных (Anderberg, Kelso, 1996) и проведенные исследования структуры поверхности семян подтверждают, на наш взгляд, правомерность включения *A. ochotensis* в род *Douglasia*.

Интересен тот факт, что в истории изучения родов *Androsace* и *Douglasia* менялось представление о том, какие признаки нужно считать диагностическими на уровне рода. Границы двух родов воспринимались различными авторами по-разному, то одни, то другие признаки предлагались как приоритетные для диагностики родов. Так, Pax и Knuth (1905) различали *Douglasia* и *Androsace* по единственному признаку — отношению длины трубки венчика к длине чашечки. У *Androsace* трубка короче чашечки, у *Douglasia* трубка равна или длиннее чашечки. В отечественной литературе основным отличительным морфологическим признаком родов *Androsace* и

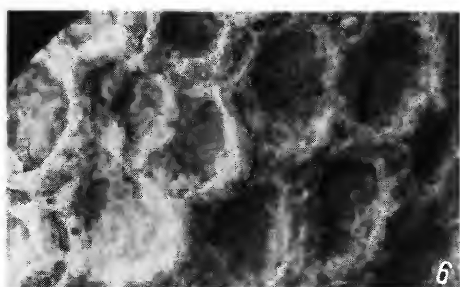













Семена видов *Androsace* секц. *Chamaejasme* (*1*, 2) и видов *Douglasia* (*3—6*).
*1, 2* — *A. gorodkovii*; *3, 4* — *D. ochotensis*; *5, 6* — *D. arctica*. Увеличение: ×24 (*5*), ×36 (*1*), ×40 (*3*), ×300 (*2, 4, 6*).

*Douglasia* считался следующий: в роде *Douglasia* цветки одиночные, верхушечные, почти сидячие (цветочная стрелка не выражена), тогда как у *Androsace* цветки в зонтиковидном соцветии, цветочные стрелки 1.5—30 см дл. (Пробатова, 1987). Однако следует отметить, что в составе рода *Douglasia* есть виды с зонтиковидным соцветием, как например *D. nivalis* Lindl. (Abrams, 1967). Другие авторы предлагали как основной признак строение чашечки: в роде *Douglasia* чашечка резко угловатая с опушением из вильчатых или ветвистых волосков (Мазуренко, Хохряков, 1996), но есть виды *Androsace* с угловатыми чашечками. Пытались также провести границу между родами по окраске цветков и длине стрелок (пурпурные, почти сидячие цветки у *Douglasia* и белые или розоватые на цветоножках — у *Androsace*), но оказалось,

что в стадии раннего цветения цветки у *Douglasia* пурпурные и стрелки очень короткие, почти сидячие, на стадии позднего цветения цветки становятся белыми и стрелки удлиняются (Kelso, 1992).

В результате проведенных исследований обнаружено, что в целом для изученных видов рода *Androsace* характерна мелкоямчатая или мелкосетчатая структура поверхности семян, а у рассмотренных видов рода *Douglasia* мелкоямчатая поверхность семени имеет вторичную скульптуру в виде кольцевидных утолщений неправильной формы, напоминающих окаймленные поры. Признаки структуры поверхности семян первоцветных, а именно глубина ямок или ячеек, толщина их края, деформированность (изогнутость) стенок ячеек, наличие межклетников между клетками экзотесты, являются диагностическими на уровне родов и секций. Род *Douglasia* заслуживает право на самостоятельное существование по ряду признаков. Обобщая литературные и экспериментальные данные, можно сделать вывод о том, что для рода *Douglasia* характерны: многочисленные короткие цветочные стрелки с густым опушением из разветвленных волосков; цветки сидячие или на коротких цветоножках, одиночные или в зонтиках с фиолетовым или пурпурным венчиком (по крайней мере на ранней стадии цветения) и с трубкой венчика, равной по длине или несколько длиннее чашечки; мелкоямчатая поверхность семян с вторичной скульптурой в виде кольцевидных утолщений; неравномерно утолщенные стенки клеток эндосперма с узкими перетяжками. Несомненно и то, что *Androsace* и *Douglasia* — 2 близких рода в сем. *Primulaceae*, которые подтверждают эволюционную связь между флорами азиатских гор и северо-запада Северной Америки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ковтонюк Н. К.* Семейство *Primulaceae* — Примуловые // Флора Сибири. Новосибирск, 1997а. Т. 11. С. 30—47.

*Ковтонюк Н. К.* Структура поверхности семян в систематике забайкальских видов *Primula* L. // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья: Матер. Междунар. конф. (11—12 ноября 1997 г.). Чита, 1997б. С. 41—43.

*Ковтонюк Н. К.* Структура поверхности семян в систематике семейства *Primulaceae* флоры Северной Азии на примере рода *Primula* // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл. II (X) съезда РБО. С.-Петербург, 1998. СПб., 1998. Т. 2. С. 58.

*Ковтонюк Н. К.* Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 7. С. 41—46, 160—163.

*Ковтонюк Н. К.* Структура поверхности семян в систематике рода *Androsace* L. (*Primulaceae*) Северной Азии // Разнообразие растительного покрова Байкальского региона: Матер. Междунар. конф. (7—10 сентября 1999 г.). Улан-Удэ, 1999б. С. 18—19.

*Ковтонюк Н. К.* К истории изучения рода *Douglasia* Lindl. (*Primulaceae*) во флоре России // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. II Российской научной конференции. Томск, 2000. С. 61—62.

*Коробков А. А.* *Primulaceae* Vent. — Первоцветные // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 160—192.

*Куваев В. Б., Пирожкова Н. М.* Вопросы систематики рода *Androsace* (*Primulaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 948—959.

*Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Проломники в северной Пацифике // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина: Тез. докл. Второй Российской конф. Красноярск, 1996. Ч. 1. С. 172—174.

*Немирович-Данченко Е. Н.* Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 65—70.

*Пробатова Н. С.* Семейство Первоцветные — *Primulaceae* Vent. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 138—170.

*Шишкин Б. К., Бобров Е. Г.* Проломник — *Androsace* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 217—242.

*Abrams L.* *Primulaceae* // Illustrated Flora of the Pacific States. Stanford, 1967. Vol. 3. P. 331—344.

*Anderberg A. A., Kelso S.* Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (*Primulaceae*) // Nord. J. Bot. 1996. Vol. 16. N 5. P. 481—486.

*Chant S. R. Primulaceae* // Heywood V. H. (ed.). Flowering plants of the world. Oxford University Press. N. Y., 1993. P. 134.

*Constance L.* A revision of the genus *Douglasia* Lindley // Amer. Midl. Naturalist. 1938. Vol. 19. P. 249—259.

*Henderson D. M.* A new *Douglasia* (*Primulaceae*) from Idaho // Brittonia, 1981. Vol. 33. N 1. P. 52—56.

*Kelso S.* Conspectus of the genus *Douglasia* (*Primulaceae*) with comments on *Douglasia alaskana*, an Alaska—Yukon endemic // Canad. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 593—596.

*Kelso S., Yurtsev B. A., Murray D. F. Douglasia beringensis* (*Primulaceae*): A New Species from Northwestern Alaska // Novon. 1994. Vol. 4. P. 381—385.

*Kovtonyuk N. K.* Evolution of seed surfaces in some *Primulaceae* from Northern Asia // 14 Symposium Biodiversitat und Evolutionsbiologie. Zusammenfassungen der Fortrage und Poster. Jena, 1999. S. 101.

*Linneus C.* Species Plantarum. Holmiae, 1753. Vol. 1. S. 141—143.

*Lindley J.* Brande Quart. Journ. Sci. 1827. P. 385.

*Malathi N., Chandraiah M., Reddy K., Bahadur B.* SEM studies of seed microcharacters in some *Primulaceae* // Indian J. Bot. 1988. Vol. 11. N 2. P. 103—108.

*Nasir Y. J.* Seed studies in the *Androsace* L. (*Primulaceae*) species found in Pakistan // Candollea. 1985. Vol. 40. N 2. P. 403—408.

*Pax F., Knuth R. Primulaceae* // Engler H. G. A. (ed.). Das Pflanzenreich. IV. 237. Berlin, 1905. S. 1—386.

*Robbins G. T.* North American species of *Androsace* // American Midland Naturalist, Notre Dame. Indiana, 1944. Vol. 32. N 1. P. 137—163.

SUMMARY

Using SEM, the sculpture of seed surface of 13 species from four sections of the genus *Androsace* and of 2 species of the genus *Douglasia* has been studied. Boundaries and species composition of the two genera are discussed, additional diagnostic characters are given.

---

УДК 581.45:581.821.1 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

**© А. А. Паутов[1], О. В. Яковлева[2], С. Ф. Колодяжный[1]**

# МИКРОРЕЛЬЕФ ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ У *POPULUS* (*SALICACEAE*)

A. A. PAUTOV, O. V. YAKOVLEVA, S. F. KOLODJAGNII. LEAF EPIDERMIS MICRORELIEF IN *POPULUS* (*SALICACEAE*)

[1] С.-Петербургский государственный университет, Биологический научно-исследовательский институт
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
E-mail: irina@IP3972.spb.edu
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: olga@KD1537.spb.edu
Получено 16.03.2001

Изучена поверхность нижней эпидермы у 8 видов рода *Populus* L., входящих в состав подродов *Aegeiros*, *Populus*, *Tacamahaca*. Обнаружено, что ей свойствен микрорельеф складчатого типа. Складки разной величины расположены в зоне устьиц и отходят в стороны от замыкающих клеток. У листьев осин и листьев белых тополей, закладывающихся вне зимующих почек, складчатость характерна также для основных клеток эпидермы, не граничащих с устьичными комплексами. Складки являются выростами клеточной стенки, которые покрыты кутикулой. Использование компьютерного моделирования позволило показать, что наличие складок изменяет структуру и величину механических напряжений в стенках окружающих устьица клеток, влияет на степень открытости устьиц при изменении водообеспеченности эпидермы.

Ключевые слова: *Populus*, лист, эпидерма, микрорельеф поверхности, компьютерное моделирование, межклеточные взаимодействия.

Изучению покровных тканей листьев цветковых растений посвящено большое число работ. В них рассмотрено как строение основных структурных элементов эпидермы, так и особенности организации ее микрорельефа. Последний зачастую представлен в разной степени выраженными складками (тяжами) на поверхности данной покровной ткани. Обычно их рассматривают как чисто кутикулярные образования, иногда — как результат отложения воска. Отчасти это нашло отражение в используемой терминологии: кутикулярная мозаика, рисунок кутикулы, кутикулярная структура и т. п. (Pant, Mehra, 1965; Lange, 1969; Dilcher, 1974; Анели, 1975; Кочетова, Кочетов, 1982; Barthlott, 1990, и др.). В то же время иллюстрации ряда работ наглядно демонстрируют, что в образовании складок на поверхности разных частей растений может участвовать клеточная стенка (Гамалей, 1972; Васильев, 1977). Возможность участия клеточной стенки в образовании складчатого микрорельефа продемонстрирована И. М. Кравкиной (1976) при изучении листьев у представителей сем. *Fabaceae*. Отмечено, что у большинства исследованных растений кутикула на всем протяжении имеет вид ровного слоя. Однако у некоторых видов по краю листа и над жилками образуются хорошо выраженные складки. В этих участках наружная стенка эпидермальных клеток формирует клиновидные выросты, покрытые кутикулой. Было установлено, что подобного рода складчатость в наибольшей степени выражена у ксерофитов, слабее — у мезофитов, отсутствует — у гигрофитов.

Существует ряд суждений относительно выполняемой элементами такого микрорельефа функции. Считается, что развитие складчатой кутикулы придает прочность листьям (Васильев, 1965). Высказано предположение, что тяжи могут увеличиваться или уменьшаться под воздействием различных факторов внешней среды и приводить к смыканию или расхождению замыкающих клеток устьиц в том случае, если они на них завершаются (Кочетова, Кочетов, 1982).

Хотя в проведенных исследованиях складки на поверхности листа нередко рассматриваются как чисто кутикулярные образования, их строение, видимо, может быть разным. Данные морфологии необходимо дополнять материалами по внутренней организации элементов микрорельефа, что могло бы дать дополнительную информацию для понимания значения этих структур.

Данная работа посвящена изучению внешнего и внутреннего строения складчатого микрорельефа поверхности листьев ряда представителей рода *Populus* L. (*Salicaceae* Mirb.). Она направлена на дальнейшее развитие существующих представлений о возможной функциональной нагрузке элементов микрорельефа подобного типа.

## Материал и методика

Выбор в качестве объекта исследования видов рода *Populus* был обусловлен имеющимися в литературе данными о наличии у некоторых его представителей складок кутикулы на поверхности листьев (Анели, 1975). Нами изучено строение эпидермы у 8 видов рода: подрод *Tacamahaca* (Spach) R. Kam. (Бальзамические тополя) — *P. longifolia* Fisch., *P. szechuanica* Schneid., *P. talassica* Kom.; подрод *Aegeiros* (Duby) R. Kam. (Черные тополя) — *P. tianschanica* V. Tkatschenko; подрод *Populus* (Осины и белые тополя) — *P. davidiana* Dode, *P. tremula* L., *P. alba* L., *P. bolleana* Lauche. Материал собран в дендрологических коллекциях Бишкека, С.-Петербурга и Ташкента.

Фрагменты из средней части пластинки, расположенные между главной жилкой и краем листа, просветляли в жавелевой воде (Прозина, 1960). Измерения клеток и подсчет их числа на единицу поверхности листа проведены по рисункам, изготовленным с помощью рисовального аппарата РА-6. Обозначения степени проявления количественных показателей взяты из работы Б. Р. Васильева (1988).

Строение поверхности листьев изучено на сканирующем электронном микроскопе JSM-35. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата и спирта и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при

Строение нижней эпидермы у изученных представителей рода *Populus*

| Признак / Вид | кнэ | пк | киз | чу | ду | чв |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *P. longifolia* | 1441.0 ± 43.0 | 147.5 ± 5.5 | 100.6 ± 0.8 | 215.0 ± 5.6 | 40.1 ± 0.6 | — |
| *P. szechuanica* | 1083.0 ± 33.0 | 216.5 ± 5.2 | 128.6 ± 3.3 | 137.5 ± 5.6 | 41.7 ± 0.8 | — |
| *P. talassica* | 2305.0 ± 96.0 | 136.6 ± 6.0 | 111.9 ± 3.3 | 268.0 ± 12.0 | 27.3 ± 0.3 | — |
| *P. tianschanica* | 2796.0 ± 138.0 | 95.7 ± 4.4 | 96.9 ± 3.1 | 311.1 ± 14.4 | 27.6 ± 0.7 | — |
| *P. davidiana* | 3939.0 ± 68.0 | 96.4 ± 2.7 | 109.1 ± 1.2 | 411.0 ± 13.8 | 25.6 ± 0.6 | — |
| *P. tremula* | 2900.0 ± 92.0 | 121.1 ± 4.1 | 122.4 ± 2.9 | 252.0 ± 9.3 | 25.7 ± 0.5 | — |
| *P. alba* | 7569.0 ± 159.0 | 54.9 ± 2.5 | 93.4 ± 0.9 | 490.5 ± 23.8 | 23.4 ± 0.5 | 1242.5 ± 48.1 |
| *P. bolleana* | 7292.0 ± 357.0 | 54.7 ± 1.9 | 90.7 ± 1.3 | 450.0 ± 18.9 | 22.3 ± 0.6 | 975.0 ± 32.3 |

Примечание. кнэ — число клеток нижней эпидермы на 1 мм$^2$, пк — периметр основных клеток (мкм), киз — извилистость их длины антиклинальных стенок: отношение их к периметру квадрата, имеющего такую же площадь, как и клетка (%), чу — число устьиц на 1 мм$^2$, ду — длина устьиц (мкм), чв — число волосков на 1 мм$^2$.

критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе.

Для исследования с помощью трансмиссионного электронного микроскопа материал фиксировали в 3%-м растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере с постфиксацией в 2%-м растворе $OsO_4$. После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов его заключали в смесь эпона и аралдита. Срезы изготовлены на ультратоме Ultracut-E. Полученные срезы контрастировали раствором цитрата свинца. Микрофотографии сделаны на электронном микроскопе Tesla BS-500.

## Результаты и обсуждение

Листья большинства изученных видов гипостоматного типа. Исключение составляют *P. tianschanica*, *P. szechuanica* и *P. talassica*. Однако и у них основная масса устьиц сосредоточена в нижней эпидерме (~75—85% от общего числа устьиц в покровных тканях). Устьица парацитного типа. Иногда в побочных клетках происходят дополнительные деления, так что с каждой из замыкающих клеток граничит не одна, а большее число клеток.

Изученные виды различаются по строению эпидермы. Отличия касаются размера и формы основных клеток, величины устьиц и плотности их размещения, степени развития опушения (см. таблицу). Есть виды с крупноклеточной (*P. szechuanica*), мелкоклеточной (*P. tianschanica*, *P. tremula*) и очень мелкоклеточной (*P. davidiana*, *P. alba*, *P. bolleana*) эпидермой, а также с эпидермой, сложенной клетками средних размеров (*P. longifolia*, *P. talassica*). На единице поверхности отмечено мало (*P. szechuanica*), среднее число (*P. longifolia*), много (*P. tremula*, *P. talassica*, *P. tianschanica*) и очень много (*P. davidiana*, *P. alba*, *P. bolleana*) устьиц. Эпидерма может быть голой, нести разреженное или, как у *P. alba* и *P. bolleana*, чрезвычайно густое опушение.

Микрорельеф поверхности нижней эпидермы, независимо от перечисленных выше особенностей ее строения, складчатого типа. Общим для всех видов является наличие складок в зоне устьиц (рис. 1, *1—4*). Реже складки расположены только на побочных клетках, чаще — как на побочных, так и на примыкающих к ним основных клетках эпидермы и расходятся в стороны от устьиц. По бокам устьица насчитывается обычно 10—20 складок, длина которых колеблется от менее 10 мкм до нескольких десятков мкм. Самые длинные складки отмечены у *P. tremula*, *P. szechuanica* и *P. tianschanica* (до 45—70 мкм). В пределах листовой пластинки можно встретить устьица, возле которых складки развиты в разной степени, вплоть до полного их отсутствия (*P. talassica*). При значительном увеличении числа складок они начинают

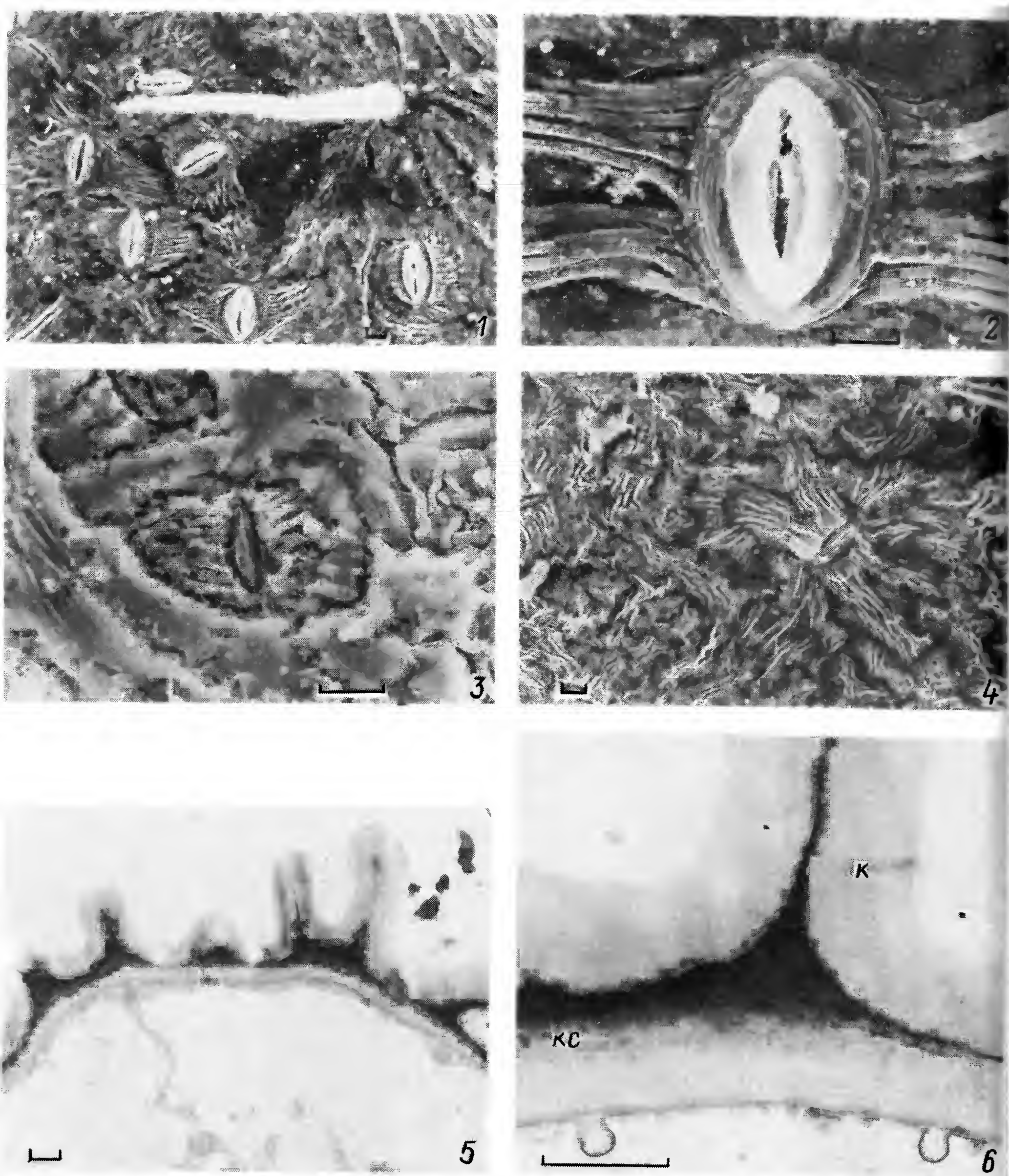



Рис. 1. Микрорельеф поверхности листьев у некоторых представителей рода *Populus* L.

*1—4* — внешний вид поверхности; *5, 6* — поперечный срез клеточной стенки. *1, 2* — *Populus szechuanica* Schneid., *3* — *P. bolleana* Lauche, *4—6* — *P. tremula* L. *к* — кутикула, *кс* — клеточная стенка. Масштабная линейка: *1—4* — 10 мкм, *5, 6* — 1 мкм.

сливаться друг с другом (листья *P. alba* и *P. bolleana*, закладывающиеся в процессе открытого роста побегов).

На листьях осин и листьях белых тополей, закладывающихся после зимнего покоя, складки располагаются не только в зоне устьиц, но и на всех остальных клетках эпидермы (рис. 1, *4*). В остальных случаях произвольно расположенные складки встречаются лишь эпизодически. При этом они тяготеют к клеткам, лежащим поблизости от устьиц. Складки могут формироваться также по жилкам и в основании крупных волосков.

При амфистоматическом типе строения листа складки по бокам устьиц, расположенных в верхней эпидерме, обычно отсутствуют. Исключением является *P. tianschanica*. У данного вида складчатый микрорельеф свойствен не только нижней, но и верхней эпидерме. Правда, его элементы здесь развиты слабее, чем в нижней эпидерме: они короче и в меньшей степени выступают над поверхностью.

Изучение поперечных срезов клеточной стенки нижней эпидермы показало, что элементы микрорельефа представляют собой выросты клеточной стенки, покрытые кутикулой (рис. 1, *5, 6*). При этом их высота может превышать толщину клеточной стенки, расположенной между складками, в несколько раз.

Формирование гофрированной поверхности наружной клеточной стенки благодаря ее многочисленным гребневидным выростам, играющим роль ребер жесткости, несомненно, должно усиливать механические свойства покровной ткани. В первую очередь это касается листьев, у которых все основные клетки эпидермы имеют складчатый микрорельеф.

Обращают на себя внимание стабильная приуроченность и закономерное расположение складок возле устьиц. Это дает основание предполагать, что им принадлежит определенная роль в поведении самих устьичных комплексов. В пользу такого предположения свидетельствует несомненное сходство между ориентацией складок и радиальным расположением микрофибрилл целлюлозы в замыкающих клетках устьиц (Aylor et al., 1973; Raschke, 1975; Кубичек, 1978). Значение радиальной мицелляции в определении направления сжатия и растяжения замыкающих клеток при изменении их тургора было продемонстрировано на отмацерированных клетках и моделях.

Для определения роли рассматриваемых структур мы также прибегли к моделированию. В качестве модели рассмотрена металлическая пластинка с прорезью, которая подвергается нагреванию. Прорезь соответствует устьичной щели, пластинка — окружающей устьице зоне. При моделировании соблюдались следующие требования. Пластинке свойственно высокое значение температурного коэффициента. Иными словами, при нагревании происходит расширение металла, при охлаждении — сжатие. Таким образом, имитируется ситуация, при которой изменяется объем окружающих устьице клеток при изменении их тургора. Складкам на поверхности эпидермы в модели соответствуют металлические балки, приваренные к пластинке. Им свойственно низкое сопротивление к изгибу и, напротив, высокое — к растяжению.

Предполагается, что в отсутствие балок при повышении температуры пластинка расширяется равномерно. При наличии же балок, которые практически не растяжимы и не сжимаемы, равномерное увеличение пластинки становится невозможным. Это приводит к изменению структуры и величинам механических напряжений в пластинке, которые влияют на степень и характер ее деформации. Расчет модели проводился методом конечных элементов. Учитывались только упругие деформации. В ходе моделирования были получены результаты, которые отражали как качественную сторону происходящих процессов, так и их количественные характеристики. Поскольку последние в значительной степени зависят от свойств материала, при интерпретации результатов моделирования они не учитывались, т. е. анализ проводился на качественном уровне.

Рассмотрены два случая. В первом — балки расположены вдоль прорезки, что соответствует более толстым антиклинальным стенкам замыкающих клеток, обращенным к устьичной щели. Во втором — к этим балкам добавлены балки, отходящие в стороны от щели и соответствующие складкам клеточной стенки. На рис. 2, 3 показаны ситуации, складывающиеся после нагревания пластинок. Штриховой линией разной интенсивности обозначены различные величины механических напряжений и деформаций в пластинках. Хорошо видно, что при наличии отходящих в стороны от прорези балок качественно изменяется структура возникающих в пластинке напряжений и резко возрастает их величина. При этом происходит большее увеличение прорези.

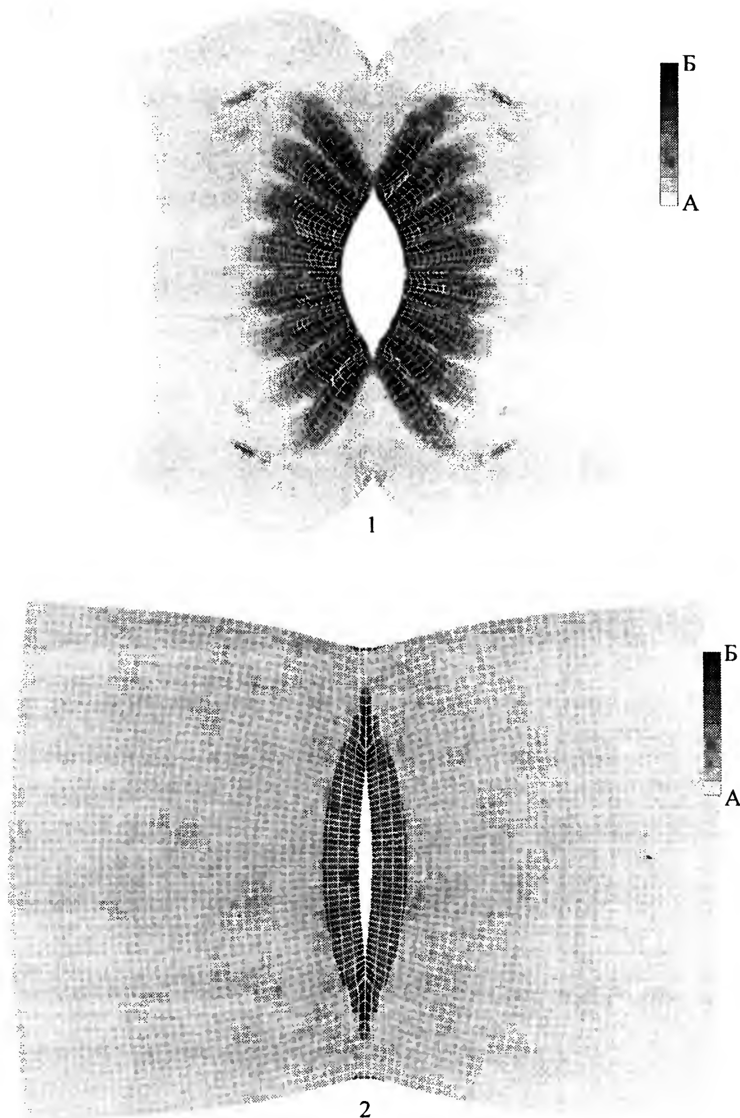



Рис. 2. Модель, имитирующая состояние устьичного комплекса при наличии складчатого микрорельефа поверхности в зоне устьица (*1*) и без него (*2*).

Штриховой линией разной интенсивности обозначены возникающие в пластинке механические напряжения от минимального (*А*) до максимального (*Б*) значения.

Экстраполируя полученные в ходе моделирования данные на реальную эпидерму, можно заключить, что складки клеточной стенки в зоне устьиц влияют на их поведение. Известно, что движущей силой, вызывающей изменение ширины устьичной щели, является изменение тургора замыкающих и прилегающих к ним клеток. Так, в частности, при резком снижении тургора основных клеток происходит гидропассивное открывание устьиц. Существует мнение, что, по крайней мере, у некоторых древесных растений, подвергающихся действию ветра, состояние устьиц определяется скорее подсыханием поверхности листьев, чем общим обезвоживанием (Крамер, Козловский, 1983). Как свидетельствует рассмотренная выше модель, наличие складок способствует в условиях повышения тургора открыванию устьиц, в условиях же снижения, напротив, их закрыванию. Благодаря наличию складок

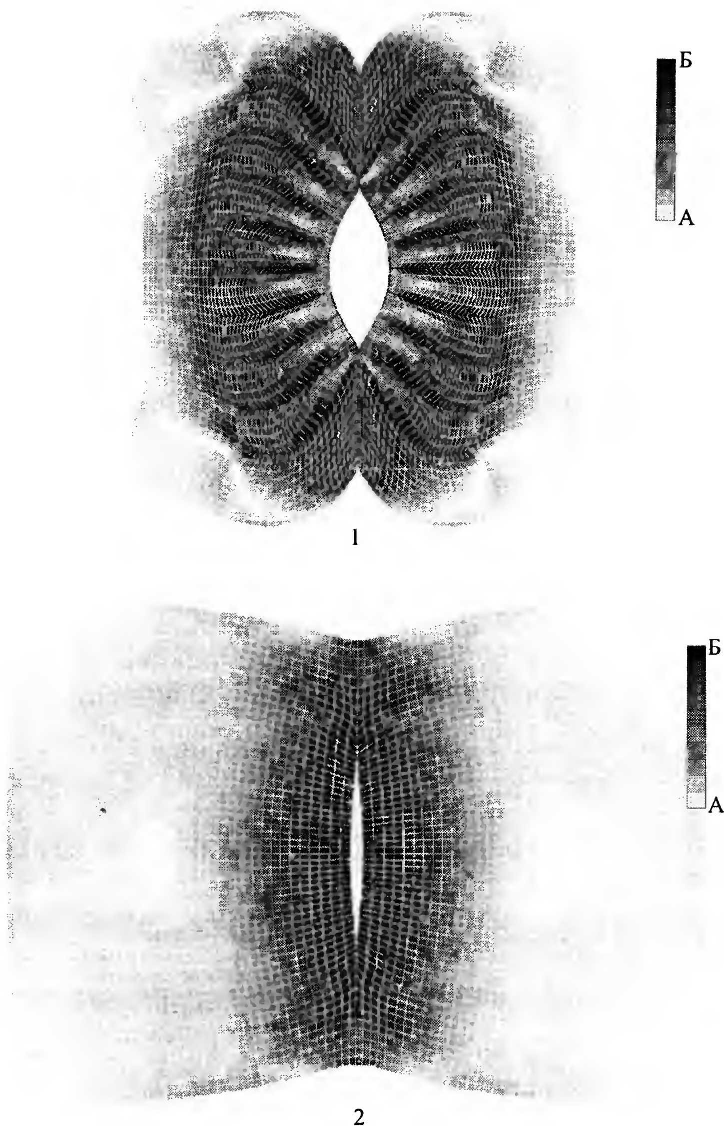



Рис. 3. Модель, имитирующая состояние устьичного комплекса при наличии складчатого микрорельефа поверхности в зоне устьица (*1*) и без него (*2*).

Штриховой линией разной интенсивности обозначены возникающие в пластинке механические деформации от минимального (*А*) до максимального (*Б*) значения.

возрастает реактивность и эффективность работы устьиц, что проявляется в их более быстрой и сильной реакции на изменение оводненности окружающих устьице клеток.

Каждый из тяжей может пересекать несколько клеток, «сшивая» их в единое целое. В результате образуется структурно-функциональный комплекс, в состав которого наряду с замыкающими и побочными клетками входят основные клетки эпидермы. Интегрирующая роль в таком комплексе принадлежит микрорельефу поверхности, который обеспечивает межклеточные взаимодействия, влияющие, в конечном счете, на состояние устьиц. Складки, подобно мехам гармошки, могут сходиться и расходиться, определяя направление деформации клеток при изменении их тургора.

Кроме этого, полученные данные позволяют высказать ряд предположений. Известно, что механические нагрузки способны оказывать непосредственное влияние на митотическую и метаболическую активность клеток, их рост, а также на активность ферментов. Эти и подобные им факты позволили выдвинуть гипотезу о существовании локальных механических процессов, влияющих на развитие. Применительно к тканевому уровню это означает, что силовые поля участвуют в организации поведения клеток на ограниченном пространстве, к которому они непосредственно приложены (Регирер, Штейн, 1987). Исходя из сказанного, можно предположить, что механические нагрузки, вызванные спецификой микрорельефа, влияют на транспорт ионов, который влечет за собой изменение тургорного давления замыкающих клеток, их движение. Нельзя также исключить, что, по крайней мере в ряде случаев, возникновение в ходе морфогенеза того или иного типа устьичного аппарата может быть связано с величиной и структурой складывающихся в зоне устьиц нагрузок.

Следует отметить, что рассмотренный тип микрорельефа, с одной стороны, встречается не только у представителей рода *Populus*, с другой — он свойствен далеко не всем тополям. Складчатый микрорельеф не типичен для видов подродов *Tsavo* (Jarm.) R. Kam. и *Turanga* (Bunge) Dode, а также для таких характерных представителей подрода *Aegeiros*, как *P. deltoides* Marsh., *P. italica* (DuRoi) Moench, *P. nigra* L.

**Благодарности**

Работа выполнена при финансовой поддержке научной программы «Университеты России — фундаментальные исследования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Анели Н. А.* Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 110 с.

*Васильев А. Е.* Ксероморфные признаки в роде Populus L. // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 69—74.

*Васильев А. Е.*Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

*Васильев Б. Р.* Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

*Гамалей Ю. В.* Клеточная оболочка // Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск, 1972. С. 140—167.

*Кочетова Н. И., Кочетов Ю. В.* Адаптивные свойства поверхности растений. М., 1982. 176 с.

*Кравкина И. М.* Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1374—1382.

*Крамер Т. Д., Козловский Т. Т.* Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.

*Кубичек С. А.* К вопросу о механизме изгибания стенок замыкающих клеток при работе устьичного аппарата у траденсканции виргинской // Физиология растений. 1978. Т. 25. Вып. 2. С. 323—327.

*Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

*Регирер С. А., Штейн А. А.* Механохимические модели морфогенеза // Теоретические и математические аспекты морфогенеза. М., 1987. С. 151—161.

*Aylor D. E., Parlange J.-Y., Krikorian A. D.* Stomatal mechanics // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 2. P. 163—171.

*Barthlott W.* Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Syst. Assoc. Spec. Vol. 1990. N 41. P. 69—94.

*Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—157.

*Lange R. T.* Concerning the morphology of isolated plant cuticles // New Phytol. 1969. Vol. 68. N 2. P. 423—426.

*Pant D. D., Mehra B.* Ontogeny of stomata in some *Rubiaceae* // Phytomorphology. 1965. Vol. 15. N 3. P. 300—310.

*Raschke K.* Stomatal action // Ann. Rev. Plant Physiol. 1975. Vol. 26. P. 309—340.

SUMMARY

The lower epidermis surface has been studied in 8 species of the genus *Populus* L. from the subgenera *Aegeiros* (Duby) R. Kam., *Populus*, *Tacamahaca* (Spach) R. Kam. All the species have the microrelief of the folded type. Its elements have a shape of folds of different size, lay in the stomata zone radially from the guard cells. Leaves of *Populus alba* and *P. bolleana*, forming outside wintering buds, and leaves of aspens have the folds in the basic epidermal cells. The folds are found to be appendages of the cell wall, covered with the cuticle. The obtained data were analysed using the computer modelling. This has allowed to demonstrate, that the presence of the folds changes the structure and the magnitude of mechanical pressure in the cells surrounding the stomata. It affects the degree of the stomatal pore opening under changings of the accessory cell turgor.

---

УДК 581.821 : 582.734 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

# ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 10. *ROSOIDEAE*: *SANGUISORBEAE* (=*POTERIEAE*) — *AGRIMONIINAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 10. *ROSOIDEAE*: *SANGUISORBEAE* (=*POTERIEAE*) — *AGRIMONIINAE*

Lomonosov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
E-mail: timonin@3hiplants.bio.msu.ru
Received 28.03.2000

Different growth habits can principally cause distinctions between the tree *Hagenia abissinica* and herbs *Aremonia agrimonioides* and *Agrimonia odorata* in their secondary phloem anatomies. Shared phloem homogeneous rays, calcium oxalate druses in the axial phloem parenchyma cells, and origin of the first phellogen outside the phloem all contrast with the standard of most members of subtribe *Sanguisorbiinae* but *Poterium sanguisorba* whose pericycle produces the phellogen. Herbs *Aremonia agrimonioides* and *Agrimonia odorata* are similar with *Sanguisorbiinae* herb *Sanguisorba officinalis* and undershrub *Sarcopoterium spinosum*, *Hagenia abissinica* bears a remote resemblance to some woody members of *Sanguisorbiinae* and its herb *Poterium sanguisorba*. The phloem anatomy in tribe *Sanguisorbeae* is too various to regard the tribe as a unit but inconclusively evidences more reasonable grouping of its genera.
Key words: anatomy, cortex, secondary phloem, *Rosaceae*.

Genera *Aremonia*, *Agrimonia*, *Hagenia*, *Leucosidea*, and *Spenceria* had long been placed among other *Sanguisorba* alliances (Focko, 1894; Schulze-Menz, 1964; Takhtajan, 1987; Kalkman, 1988) but Hegi (1995) arranged them together into special subtribe *Agrimoniinae*. However, devoted taxa divider Takhtajan (1997) still holds whole tribe *Sanguisorbeae* as indivisible unit. Both versions were mostly based on characteristics of their reproductive organs. Therefore, involving bark anatomy data would be useful to confirm either version.

## Materials and methods

Whole plants of *Agrimonia odorata* Mill. rown in the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University (MSU) were used for our investigation. Material on *Hagenia abissinica* G. F. Gmel, bark was sampled by Dr. V. N. Pavlov in its natural habitat in Bale Mountains National Park, Ethiopia. All samples were fixed with 70 % (v/v) ethyl alcohol. Dr. M. V. Kostina provided us with rhizome sample of voucher specimen of *Aremonia agrimonioides* (Linn.) DC. from Herbarium of Main Botanical Garden, Russian Academy of Science, Moscow (MHA) («Habitat: Moravia, mnotes Beskydy: in declivibus supra oppidum Vsetín. 15.5.1956. V. Velízak»). The sample was softened with ethyl alcohol—water—glycerin (1 : 1 : 1) medium at 37 °C for 15 days before treatment.

Both fixed and softened samples were similarly processed as follows. Transverse, tangential, and radial sections were made with hand razor, treated with phloroglucinol—hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine and embedded in glycerol for light microscopy. All the measurements were taken directly from the slides with a calibrated ocular micrometer. Line drawings were done with camera lucida.

## Results

### *Aremonia agrimonioides*

Herb with ap. 4 mm thick ascending rhizome and erect above-ground leafy shoots.

Rhizome (fig. 1, A) is protected with periderm whose multi-layered phellem consists of alternate zones of few-layered flattened colourless cells and 1-layered light brown less flattened ones (fig. 1, D). The phellem lightly fissures through the colourless cells by sectioning the rhizome. The phelloderm is 1-layered starch-storing. Three to four layers of parenchyma cells filled with starch are just inside the phelloderm (fig. 1, A).

Tangentially wide collateral bundles constitute the rhizome stele (fig. 1, A). The phloem is 0.06—0.07 mm in radial thickness and has no hard components. The inner about 0.04 mm phloem is conducting. All the phloem cells have unevenly thickened walls (fig. 1, B, E, F), they are in distinctive radial files in the conducting zone (fig. 1, B). The sieve tube members are clearly flattened 6 × 10 μm in cross section and 100—120 μm in length; the sieve plates are simple, more or less oblique (fig. 1, E, F). The sieve tubes are mostly obliterated in the nonconducting zone of the phloem.

The axial parenchyma cells are dilated in the non-conducting zone (fig. 1, B) and nearly all thronged with filled amiloplasts. Rare 1- to 2-celled longitudinal strands with crystal-bearing cells are scattered in the non-conducting zone; each cell contains few irregular druses or crystal clusters of calcium oxalate (fig. 1, C).

Multiseriate rays (fig. 1, A, F) 0.10 × 0.30 to 0.30 × 1.00 mm have many cells usually clustered that contain few irregular druses; bud or root traces usually traverse the rays. Uniseriate rays are hardly distinguishable in both transverse and longitudinal sections (fig. 1, A, F), (1) 2—3 (up to 6) cells high. Rays are homogeneous (fig. 1, E) or semi-heterogeneous.

### *Agrimonia odorata*

Herb with ~1 cm thick ascending woody rhizome and erect above-ground leafy shoots.

Shoot is densely pubescent of long trichomes raised each on small pedestal (fig. 2, D). The trichomes lignify in time. Numerous 1- to 2-celled glands on uniseriate stalks (fig. 2, E) are scattered among the trichomes (fig. 2, A—C). Ordinary epidermis is covered by smooth thin cuticle.

The cortex consists of subepidermal 4- to 5-layered angular collenchyma, 3 to 4 indistinctive layers of inner parenchyma, and 1-layered innermost starch-storing endodermis (fig. 2, A, B). The collenchyma increases downward the stem from 55—60 μm to 100—110 μm thick and lignifies with time. The cortical parenchyma thickness varies from 150—160 μm in upper part of stem to 110—125 μm in its middle part to 150—170 μm in stem base (compare fig. 2, A—C).

Eustele collateral bundles adjoin the endodermis and alternate with primary rays which are most narrow in the middle part of stem (fig. 2, B) and widen both upward (fig. 2, A) and downward (fig. 2, C). Protophloem fibres constitute few-layered «caps» by each bundle. Some of them are merged in the middle part of stem. The soft phloem increases downward the stem from about 100 μm to ca. 250 μm. The sieve tube members are 10—15 × 100—150 μm, associated with 4 to 5 companion cells and bear simple, transverse to oblique sieve plates.

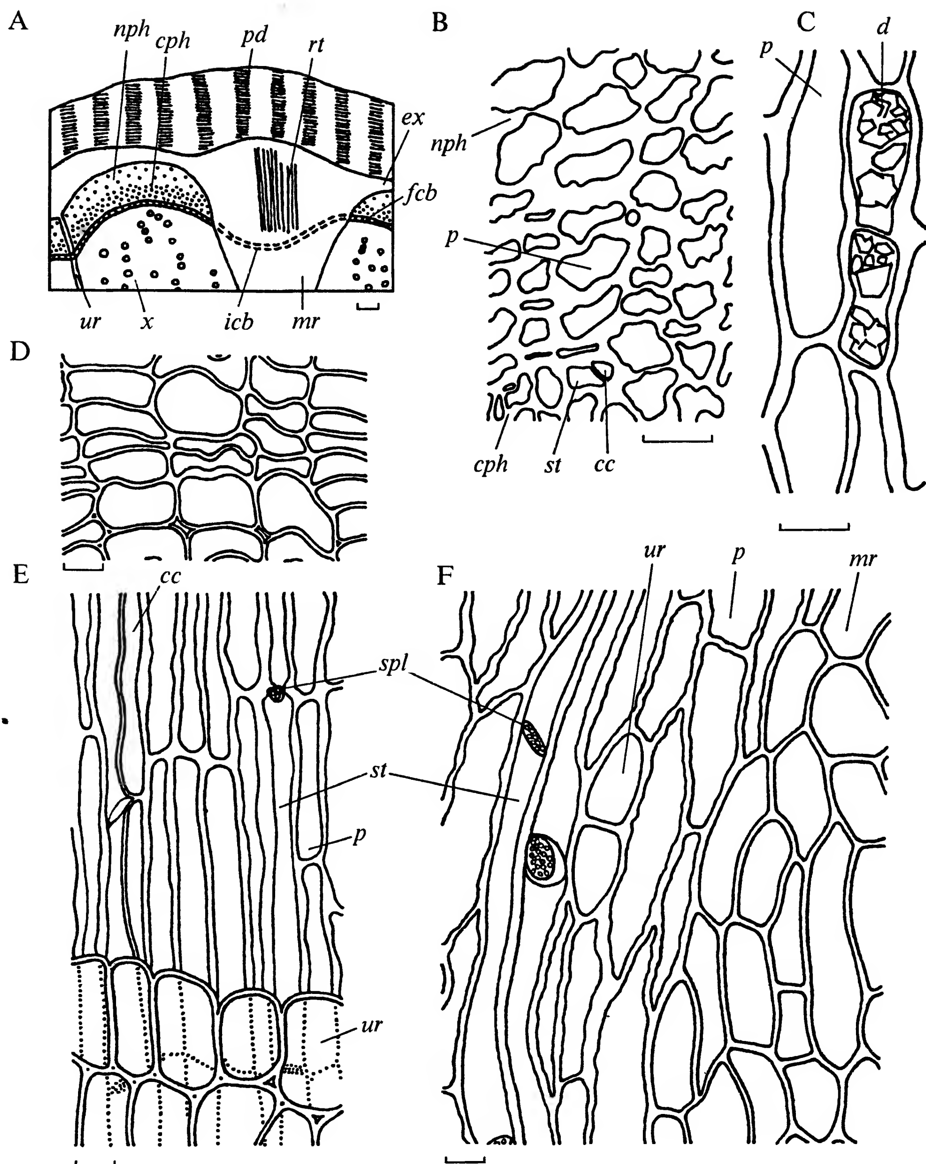



Fig. 1. Rhizome anatomy in *Aremonia agrimonioides*.

A — scheme of the rhizome, transverse section; B — conducting to non-conducting transition zone of the secondary phloem, transverse section; C — crystalliferous axial phloem parenchyma, tangential section; D — phellem, transverse section; E — phloem. radial section; F — phloem, tangential section. *cc* — companion cell; *cph* — conducting phloem; *d* — calcium oxalate druse; *ex* — extraphloem parenchyma; *fcb* — fascicular cambium; *icb* — interfascicular cambium; *mr* — multiseriate ray; *nph* — non-conducting phloem: *p* — axial phloem parenchyma: *pd* — periderm; *rt* — root trace; *spl* — sieve plate; *st* — sieve tube; *ur* — uniseriate ray; *x* — xylem. Bar: A — 0.1 mm: B—F — 0.01 mm.

Uniseriate to 2—4-seriate secondary rays are developed in the basal to middle part of the stem (fig. 2, B, C).

Rhizome. Young rhizome (fig. 2, G) differs from the above-ground shoot in (a) pubescence of trichomes without glands; (b) much less distinctive collenchyma; (c) endodermis containing light brown substance instead of starch in the cortex; lacking of both (d) protophloem fibres and (e) interfascicular cambium in the stele. The soft phloem of the bundles is 330—350 μm in thickness. The endodermis generates phellogen that

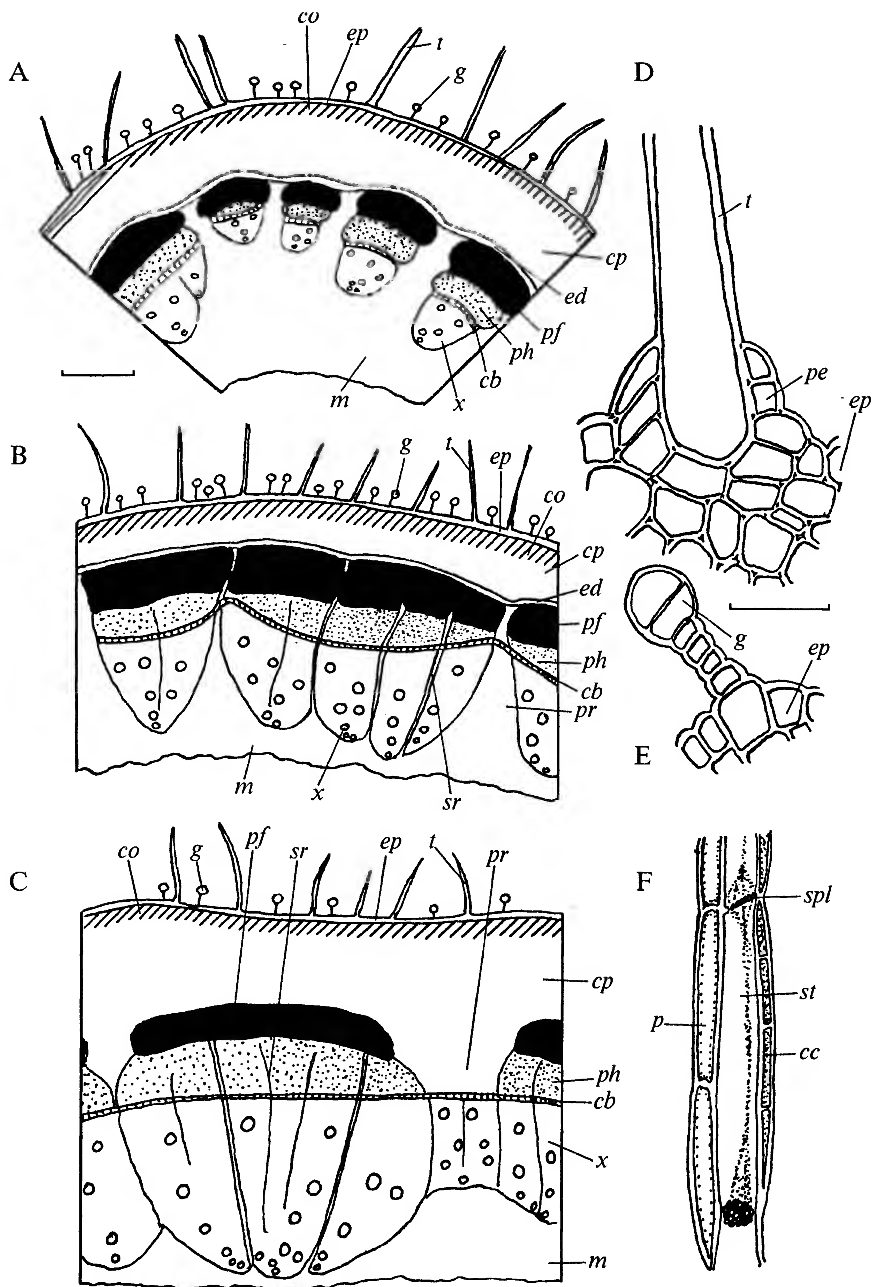



Fig. 2. Stem and rhizome anatomy in *Agrimonia odorata*.

A — scheme of the upper part of the shoot, transverse section; B — scheme of the middle part of the shoot, transverse section; C — scheme of the basal part of the shoot, transverse section; D — trichome pedestal, transverse section of the stem; E — gland, transverse section of the stem; F — constituents of the rhizome phloem, longitudinal section; G — young rhizome, transverse section; H — perennial rhizome, transverse section. *cb* — cambium; *co* — collenchyma; *cp* — cortical parenchyma; *dp* — dilated parenchyma; *ed* — endodermis; *ep* — epidermis; *g* — gland; *m* — medulla; *pe* — pedestal of the trichome; *pf* — protophloem fibres; *ph* — phloem; *pr* — primary ray; *sr* — secondary ray; *t* — trichome; see fig. 1 legend for other explanations. Bar: A—C, G, H — 0.3 mm; D—F — 0.05 mm.

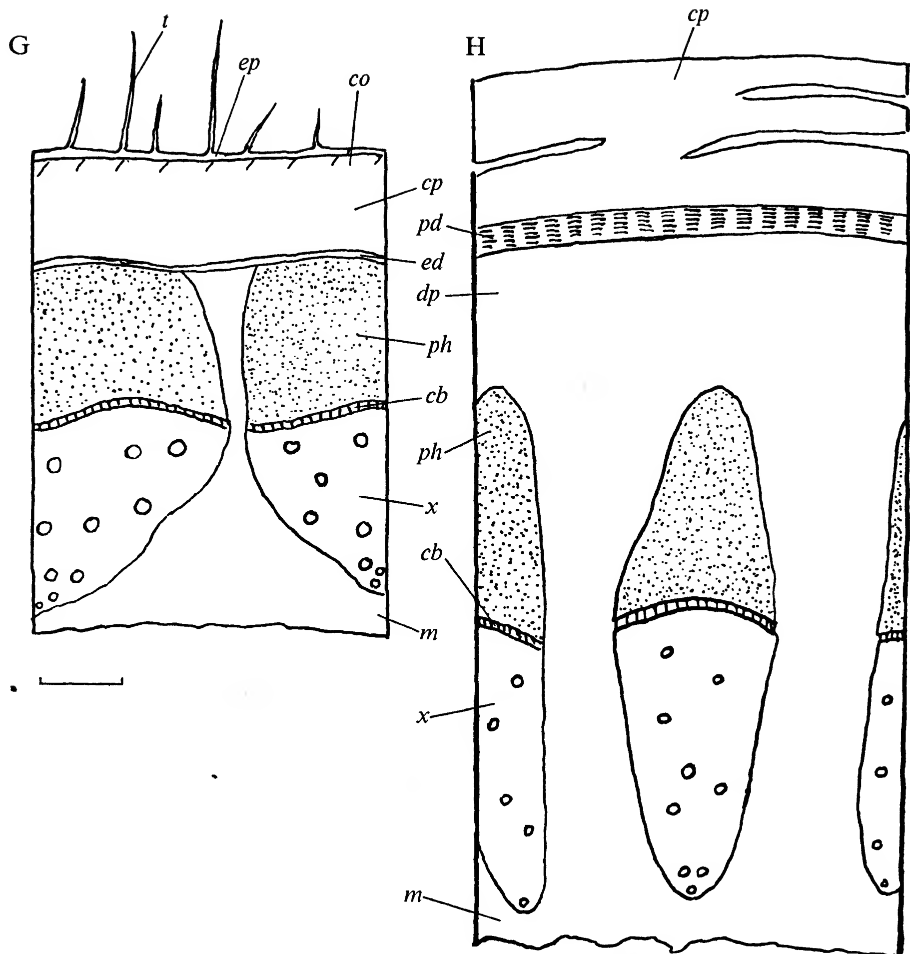



Fig. 2 (*continuation*).

produces 5—7-layered phellem of uniform tangentially flattened cells in older rhizome (fig. 2, H). Whole cortex dies, disfigures and irregularly crakes after the periderm has developed. It becomes reddish before dying.

200—300 μm wide parenchyma zone is developed between the periderm and the phloem of the isolated bundles (fig. 2, H) in aged rhizome. The zone might be a proliferated phelloderm. The phloem is radially 500—600 μm thick; it consists of soft elements (fig. 2, F). The sieve tube members are 10—15 × 100—150 μm; the sieve plates are simple, transverse to oblique (fig. 2, F). Each sieve tube member is associated with 4 to 5 companion cells. The axial parenchyma is homogeneous, storage. Parenchyma constitutes wide multiseriate primary rays; the secondary rays does not develop contrary to the base of the above-ground shoots.

### *Hagenia abissinica*

Tall semi-evergreen tree.

A n n u a l  s h o o t. Pubescence of the shoot is constituted by trichomes of 2 sorts: (a) short subulate thick-walled trichomes and (b) much longer thick-walled ones containing brown substance and raised on butresses of stem. Collar of dense long red hairs is formed

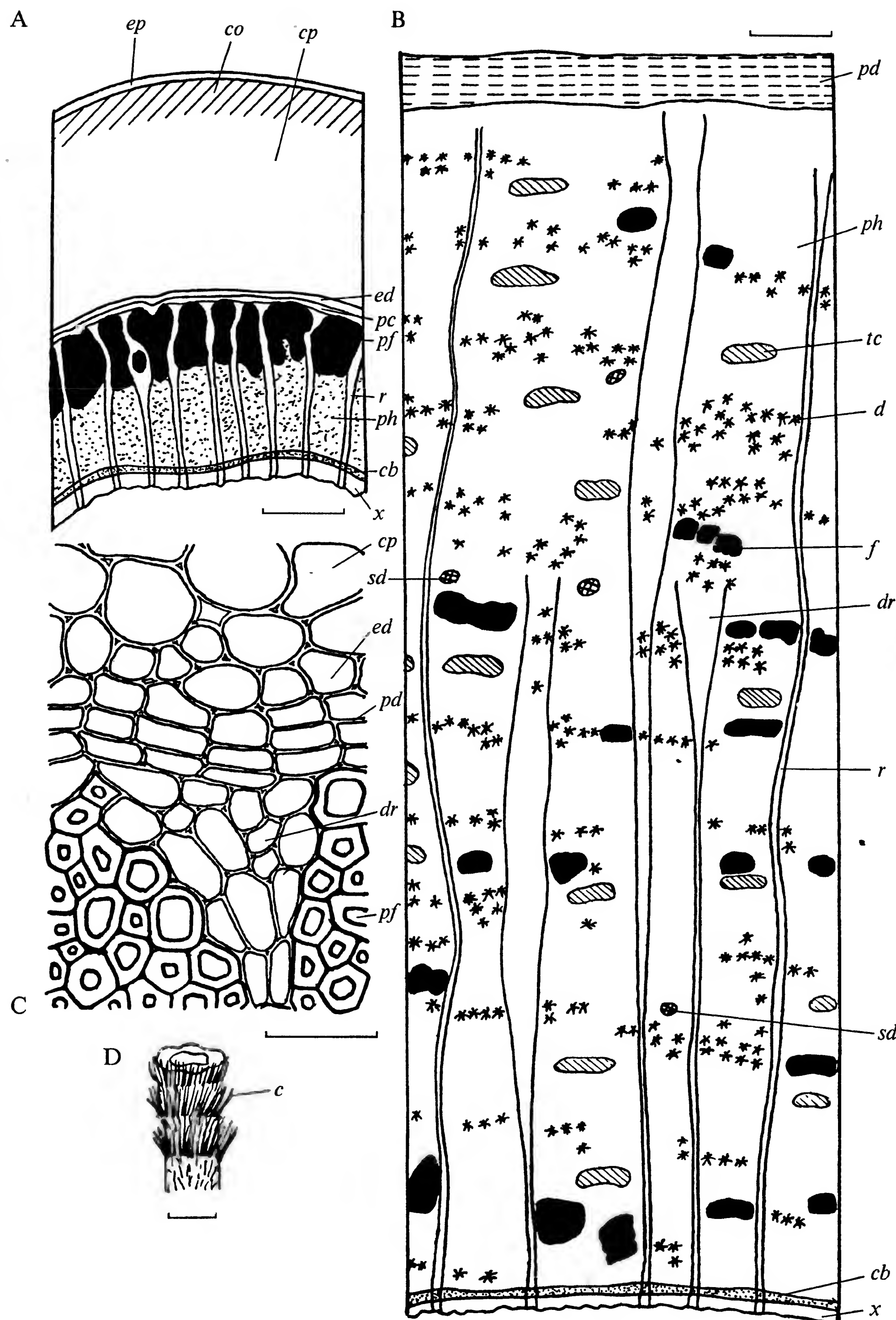



Fig. 3. Stem and phloem anatomy in *Hagenia abissinica*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; B — scheme of the trunk bark, transverse section; C — the first phellogen developing, transverse section; D — annual stem, external; E — trunk conducting phloem, transverse section; F — trunk non-conducting phloem, radial section; G — trunk non-conducting phloem, transverse section; H—I — rays, radial section. *asp* —

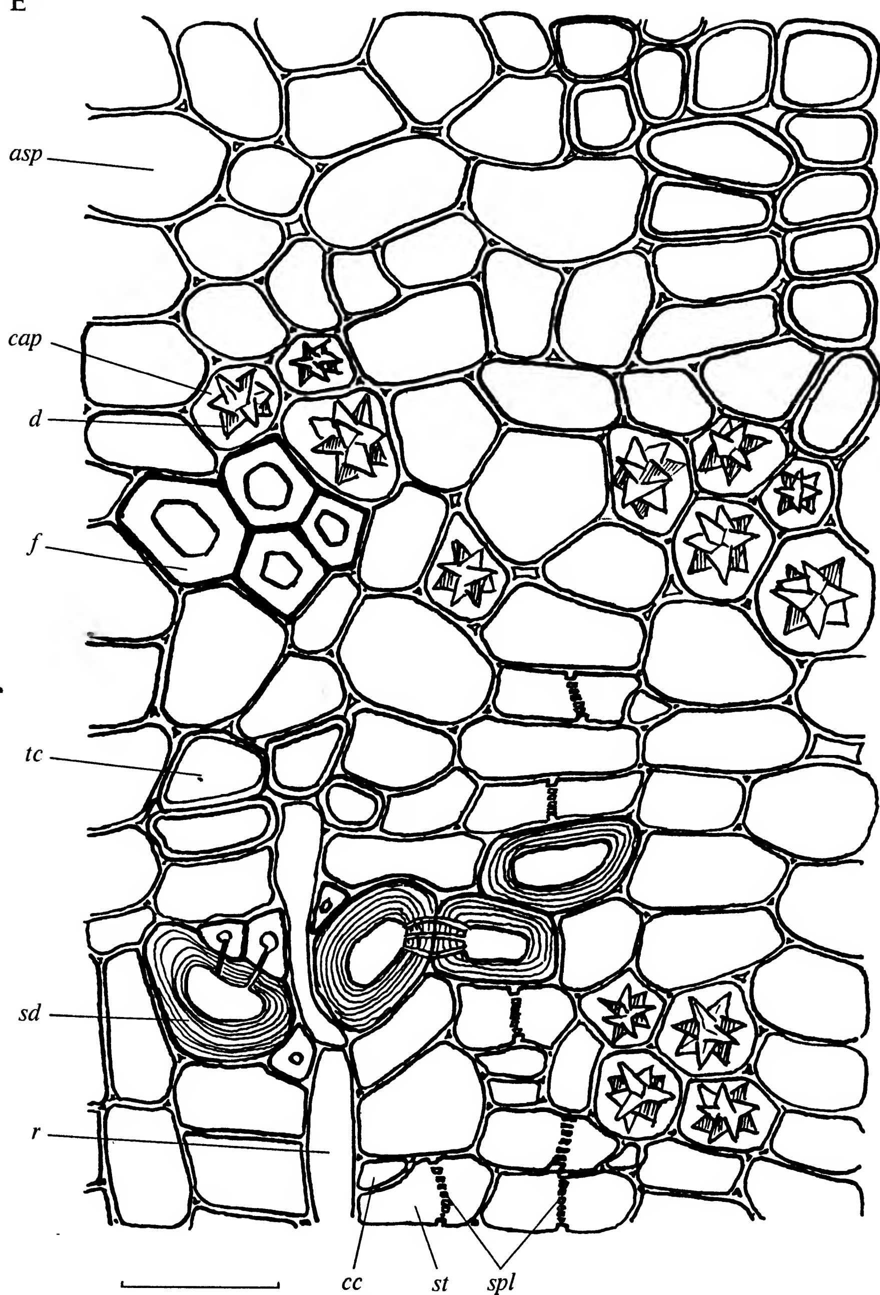



Fig. 3 (*continuation*).

axial storage parenchyma; *c* — collar; *cap* — crystalliferous axial parenchyma; *dr* — dilated ray; *f* — secondary phloem fibres; *pc* — pericycle; *pt* — pit; *r* — ray; *sd* — sclereids; *tc* — thick-walled cells of the axial phloem parenchyma; see figs. 1, 2 legends for other explanations. Bar: A, B — 0.3 mm; C, E—I — 0.05 mm; D — 1 cm.

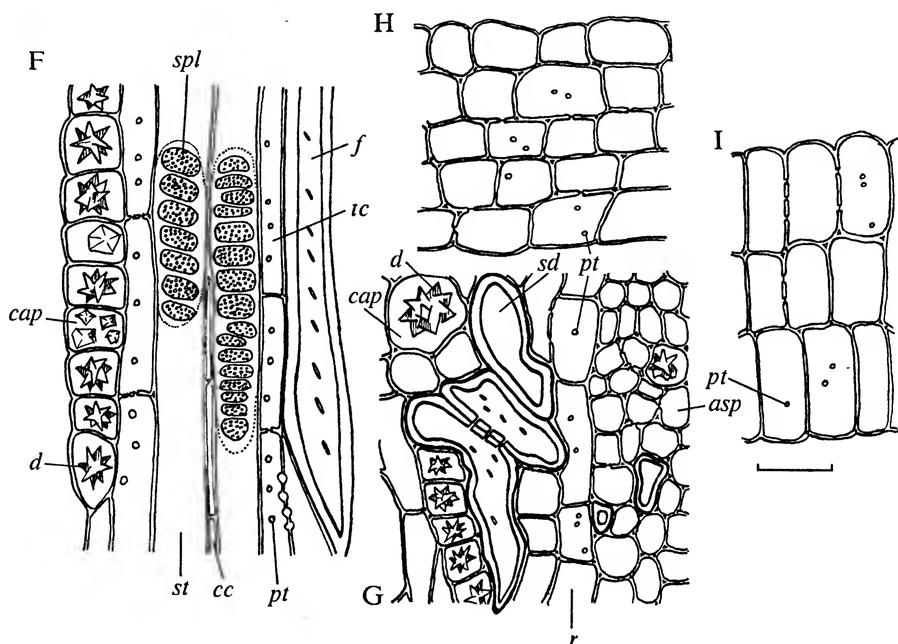



Fig. 3 (*continuation*).

at each node (fig. 3, D). Protective cells of the epidermis have thickened vaulted outwalls covered by thin cuticle.

0.8 mm thick cortex consists of 5- to 6-layered subepidermal collenchyma (outer angular, inner lacunar), 20—23-layered inner parenchyma, and 1-layered small-celled starch-storing endodermis (fig. 2, A). Outer 7 to 8 layers of the parenchyma are constituted by thick-walled smaller cells.

Narrow 1- to 2-layered parenchymal pericycle is an outside of the stele whose initial collateral bundles precociously merge into juxtaposed rings of phloem and xylem traversed by 2—5-layered parenchymal rays (fig. 3, A). The outer pericycle layer produces the first phellogen (fig. 3, C). Ten-twenty-layered 0.2—0.3 mm thick clusters of protophloem fibres arm 0.2—0.3 mm thick soft phloem.

T r u n k (fig. 3, B) is protected by annular to very large-scale rhytidome bearing big rexigeneous lacunas in between the periderms. The phloem ring is about 2.5 mm in width. Sieve tube members vary ca. 30 × 260—320 μm and have compound sieve plates of 3—18 sieve areas (fig. 3, F). Few-celled strand of companion cells are associated with each member (fig. 3, E, F). The longitudinal walls of the members are nodular and so are pitted walls of axial storage parenchyma cells (fig. 3, F). The axial parenchyma is mainly of storage type but numerous tangential clusters of a few crystalliferous cells are scattered through the phloem (fig. 3, B, E—G). The latter contain each a druse of calcium oxalate.

The hard phloem consists of 3 sorts of elements: (a) secondary phloem fibres are usually in small tangential clusters (fig. 3, B, E) or rarely solitary; their homogeneous walls bear slitted pits (fig. 3, F); (b) Generally clustered sclereids differ from the fibres in their diverse shapes and stratified walls with branching pore channels (fig. 3, B, E, G); (c) Very many axial parenchyma cells with thickened lignified walls in nonconducting phloem (fig. 3, B, E, G).

The rays homogeneous (fig. 3, I) to indistinctive heterogeneous (fig. 3, H), 3—10-seriate, 50—60 cells high. Ray cells have pitted walls; a lot of them contain calcium oxalate druse (fig. 3, B); some ray cells are lignified.

Dilatation is mainly diffuse, though some ray are also slightly dilated (fig. 3, B).

## Discussion

Sample of *Aremonia agrimonioides* that we had at our hands has not shown above-ground shoot anatomy. Then, we have to conjecture that its cortex and stele are structurally similar with those in *Agrimonia odorata.* The cortex in annual shoot of *Hagenia abissinica* is very similar anatomically with its counterpart in above-ground shoot of *Agrimonia odorata* but their steles are different. Parenchymal pericycle and rings of phloem and xylem in juxtaposition in the former sharply contrasts with separate bundles adjoining the endodermis in the latter.

The anatomy of perennial rhizomes in both *Aremonia agrimonioides* and *Agrimonia odorata* is typical of rosaceous herbs (Lotova, Timonin, 1998a, 1999b, 2000, 2001a). The trunk bark of *Hagenia abissinica* is quite different because it has a lot of anatomical characters inherent in rosaceous trees and shrubs (Lotova, Timonin, 1998a, 1999a, b, c). Marked difference between the plants under consideration, however, can be more a result of their different growth forms than an evidence of their distant relationships. Anyway, the difference makes us to compare separately herbaceous and woody representatives of the two subtribe.

The above-ground shoots of *Agrimonia odorata* is nearly identical anatomically with those in *Sanguisorba officinalis* Linn. and *Poterium sanguisorba* Linn. of subtribe *Sanguisorbiinae* (Lotova, Timonin, 2001c). The fact is not of great taxonomic importance, however, because anatomy of above-ground shoots must be monotonous through rosaceous herbs (Lotova, Timonin, 1998a, b, 1999b, 2000, 2001a—c).

The stele architecture of perennial rhizome in both *Aremonia agrimonioides* and *Agrimonia odorata* is very similar to that in herbaceous *Sanguisorba officinalis* and shrubby *Sarcopoterium spinosum* (Lotova, Timonin, 2001c) but pericycle is surely lacking in *Agrimonia odorata* and, perhaps, in *Aremonia agrimonioides* while it is most probably present in *Sanguisorba officinalis* and *Sarcopoterium spinosum. Agrimonia odorata* is closer to *Sanguisorba officinalis* and *Aremonia agrimonioides* is more similar with *Sarcopoterium spinosum* in their rhizome anatomies, respectively. Yet, we are not certain of taxonomic bearing of the distinction. Anyway, investigated species of *Aremonia, Agrimonia, Poterium, Sanguisorba*, and *Sarcopoterium* share simple sieve plates contrary to woody members of both subtribes.

Prominent protophloem fibre ring is specific of *Hagenia abissinica.* The protophloem fibres are not a common trait of woody members of subtribe *Sanguisorbiinae* but few-clustered ones are inherent in *Margyricarpum pinnatus* Kuntze, *Cliffortia falcata* Linn. f., and, perhaps, other *Cliffortia* species examined (Lotova, Timonin, 2001c). The trees and shrubs of subtribe *Sanguisorbiinae* tend to have no or scanty hard secondary phloem (Lotova, Timonin, 2001c). Scanty hard secondary phloem is also revealed in *Hagenia abissinica.* Notwithstanding, *H. abissinica* is not most similar with *Sanguisorbiinae* trees and shrubs in the phloem architecture but strikingly with rhizomatous herb *Poterium sanguisorba.* The compound sieve plates are shared by *H. abissinica* and *Sanguisorbiinae* trees and shrubs. The species contrasts with the latter in having parenchymal pericycle while it likens herb *Poterium sanguisorba* (rhizome) and undershrub *Sarcopoterium spinosum* (above-ground branches) in the character (Lotova, Timonin, 2001c).

Thus, members of the concerned subtribe *Agrimoniinae* have their correspondents among representatives of the subtribe *Sanguisorbiinae.* Besides, all investigated species of two subtribes share stratified phellem of alternate zones of flattened brown cells and less flattened colourless ones. Thereof, the tribe *Sanguisorbeae* (= *Poterieae*) could be held as indivisible unity. The distinctins between the subtribes are rather evident, yet. The subtribe *Sanguisorbiinae* is generally characterised with heterogeneous rays and irregular crystals of calcium oxalate in cells of the axial phloem parenchyma while fairly homogeneous rays and calcium oxalate druses in the axial phloem parenchyma cells are characteristic of the subtribe *Agrimoniinae.* Mostly uniseriate rays in *Sanguisorbiinae* woody members oppose the 3—10-seriate ones in *Hagenia abissinica.*

The site where the first phellogen develops has been reported elsewhere (Focko, 1894; Lotova, Timonin, 1998b, 1999a, 2000, 2001a) to be useful for classifying *Rosaceae.* It is revealed to be pericycle in *Hagenia abissinica* and endodermis in *Agrimonia odorata* (rhizome). The first phellogen is also shown to arise in the pericycle or endodermis in *Poterium sanguisorba* (rhizome) of the subtribe *Sanguisorbiinae* (Lotova, Timonin, 2001c). Nevertheless, the first phellogen appearing in the outermost phloem must be a standard of the subtribe.

The anatomical data gathered thus contestably evidence the infratribal grouping of the genera. Some of them accord with considering the whole tribe an indivisible unit but others indicate its enormous diversity that provokes segregating its constituent genera. Distinguishing subtribes *Agrimoniinae* and *Sangusorbiinae* is neither confidently refuted nor confirmed. Further rearranging members of the tribe into a set of subtribes would be reasonable but limits of emerging aggregates are completely obscure to us. Therefore, we would rather stop erecting infratribal taxa and hold the tribe as a unit.

## Acknowledgements

We are deeply indebted to Dr. V. N. Pavlov, Faculty of Biology, MSU for picking up *Hagenia abissinica* and Dr. M. V. Kostina, Main Botanical Garden of Russian Academy of Science, Moscow for providing us with sample of voucher plant of *Aremonia agrimonioides.* The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

### LITERATURE CITED

*Focko W. O. Rosaceae* // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. 61 S.

*Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995. Bd 4. Teil 2A. *Spermatophyta*: *Angiospermae*: *Dicotyledones* 2(2). X + 693 S.

*Kalkman C.* The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 1. *Spiraeoideae — Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 4. *Roseae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999b. Vol. 84. N 3. P. 33—43.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 5. *Kerrieae* and *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999c. Vol. 84. N 9. P. 10—20.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 7. *Rosoideae — Potentilleae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001a. Vol. 86. N 4. P. 12—33.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 8. *Rosoideae*: *Dryadeae — Geeae* group // Bot. J. (St. Petersburg). 2001b. Vol. 86. N 6. P. 1—17.

*Lotova L. I., Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 9. *Rosoideae*: *Sanguisorbeae* (=*Poterieae*) — *Sanguisorbiinae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001c. Vol. 86. N 9. P. 52—72.

*Schulze-Menz G. K. Rosaceae* // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

*Takhtajan A.* Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. (in Russ.).

*Takhtajan A.* Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. X + 643 p.

РЕЗЮМЕ

Структура вторичной флоэмы сильно различается у древесной *Hagenia abissinica* и травянистых *Aremonia agrimonioides* и *Agrimonia odorata*, что, по-видимому, обусловлено в первую очередь разными жизненными формами. Общие для них гомогенные лучи флоэмы, друзы оксалата кальция в клетках тяжелой паренхимы и экстрафлоэмное заложение первого феллогена в целом не характерны для представителей подтрибы *Sanguisorbiinae*, хотя первый феллоген появляется в перицикле снаружи от флоэмы и у *Poterium sanguisorba* из этой подтрибы. Травянистые *Aremonia agrimonioides* и *Agrimonia odorata* проявляют большое сходство с травянистой *Sanguisorba officinalis* и полукустарником *Sarcopoterium spinosum*; меньшее сходство существует между *Hagenia abissinica* и рядом древесных видов, а также травянистым *Poterium sanguisorba* из подтрибы *Sanguisorbiinae*. Структура флоэмы очень разнородна в пределах трибы *Sanguisorbeae*, но не позволяет однозначно очертить естественные группировки входящих в нее родов.


---


УДК 581.9 : 479 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1



© С. В. Бондаренко


# ПЕТРОФИТНАЯ ФЛОРА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА (АДАГУМ-ПШИШСКИЙ РАЙОН)

S. V. BONDARENKO. PETROPHYTIC FLORA OF THE NORTH-WEST CAUCASUS (ADAGUM-PSHYSH REGION)


Эколого-ботаническая станция
Пятигорск


Поступила 20.12.2000



Обсуждаются вопросы флористического районирования Северо-Западного Кавказа и положение северной границы Эвксинской провинции. Представлены таксономическая, биоморфологическая, географическая характеристики петрофитной флоры Северо-Западного Кавказа в пределах северного макросклона Главного Кавказского хребта, насчитывающей 202 вида из 153 родов и 49 семейств. Более половины видов (58.41 %) составляют гемикриптофиты; значительное участие терофитов (14.85 %) свидетельствует о средиземноморском влиянии, присутствие фанерофитов (8.42 %) обусловлено постепенным наступлением леса на петрофитную растительность. Ядро флоры составляют географические элементы бореальной группы (54.95 %). Средиземноморские элементы играют незначительную роль (8.9 %). Рассматриваются вопросы эндемизма флоры и необходимости охраны этих растительных комплексов.


Ключевые слова: флора, Северо-Западный Кавказ, анализ, петрофиты, гемиксерофиты.


Представленная статья основана на результатах изучения и анализа флоры бассейна р. Афипс в центральной части Адагум-Пшишского флористического района Западного Кавказа (Меницкий, 1991), сведения о которой весьма ограничены и ранее систематизированы не были. Особое внимание было уделено вопросам ботанико-географического районирования Западного Кавказа, одной из существенных проблем которого является неясность расположения северной границы Эвксинской провинции на Кавказе, а также анализу петрофитной флоры, обнаруживающей родство с флорой южного макросклона Главного Кавказского хребта.

Обследование растительного покрова бассейна р. Афипс проводилось с 1994 по 2000 г. При этом особое внимание было уделено безлесным участкам на некоторых горных вершинах. Изучение петрофитной флоры в течение 1997—2000 гг. позволило собрать гербарий в разные сезоны в количестве около 1 тыс. гербарных листов, бо́льшая часть из которых передана в Кавказский сектор Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), а часть хранится в фондах Краснодарского государственного историко-археологического музея-заповедника. Были составлены флористические списки, обобщены литературные данные и изучены гербарные материалы И. С. Косенко, имеющиеся в Гербарии Кубанского государствен-

ного аграрного университета (KBAI), и В. П. Малеева и Н. А. Буша — в гербарии БИН РАН (LE). К петрофитной флоре мы относим не только облигатные петрофиты, но и виды, приуроченные к ксерофильным местообитаниям в местах выхода известняков и на обнажениях скал независимо от наличия или почти полного отсутствия почвенного слоя.

Р. Афипс — левый приток р. Кубань в ее нижнем течении. Она протекает на территории Северного р-на Краснодарского края. Южной границей бассейна р. Афипс служит Главный Кавказский хребет (в пределах бассейна хребет имеет протяженность около 40 км), который является на этом участке водоразделом с истоками рек Пшада и Вулан (Сафронов, 1969). В орографическом отношении описываемая территория представляет собой ряд параллельных хребтов, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. Горы здесь покрыты большей частью лесом и отличаются мягкими округлыми очертаниями и продольным расчленением. Реки Афипс, Убин, Шебш и Безепс имеют сравнительно широкие долины, заполненные аллювием, и окаймлены террасами. Долины рек располагаются в межгорных депрессиях и, врезаясь в материнские породы хребтов, нередко принимают вид ущелий или теснин с отвесными скалистыми стенами, поднимающимися на десятки метров над уровнем реки. Таким образом, долины рек имеют четкообразное строение с чередующимися расширенными и узкими участками.

Специальных работ, посвященных флоре этого района, почти нет, гербарные материалы скудны. При этом имеются гербарные сборы и многочисленные публикации по соседним территориям, например: П. А. Роговского (1937) — по Горяче-Ключевскому району; множество работ по Северо-Западному Закавказью — В. П. Малеева (1931), А. Л. Харадзе, Р. И. Гагнидзе (1970), В. В. Сергеевой (1991), А. С. Зернова (2000), и др.

Сведения о флористическом составе петрофитов Северо-Западного Кавказа имеются в сводках по флоре Кавказа (Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Галушко, 1978—1980).

Наиболее интересные виды, без детальной характеристики флоры, указаны в публикациях Н. А. Буша (1909, 1935), И. С. Косенко (1930), В. П. Малеева (1939а, б; 1940а, б), М. Д. Алтухова, С. А. Литвинской (1989).

Вопрос о ботанико-географическом районировании Северо-Западного Кавказа до настоящего времени остается дискуссионным. На основании наличия в этой части Кавказа растительных комплексов, имеющих много общего с таковыми Крыма и Северо-Западного Закавказья, Н. И. Кузнецов (1909) выделил западную часть Кавказа от Анапы до меридиана г. Екатеринодара и Горный Крым в Крымско-Новороссийскую провинцию. Крымская провинция, в понимании А. А. Гроссгейма, Д. И. Сосновского (1928), по границам почти совпадает с Крымско-Новороссийской провинцией Кузнецова. Е. В. Шифферс (1953) относит оба склона Кавказа к Крымско-Новороссийской подпровинции Северокавказской провинции, проводя ее восточную границу по водоразделу рек Афипс и Псекупс. Районирование Северо-Западного Кавказа, имеющее много общего с таковым Шифферс, дают С. А. Литвинская, С. А. Таховская (1996). Границу между Северо-Западным подрайоном Архипо-Осиповского р-на Новороссийского округа (к которому относится изучаемая нами территория) и Псекупским подрайоном Новомихайловского р-на они проводят также по водоразделу рек Афипс и Псекупс.

В лесотипологическом районировании северного склона Большого Кавказа Б. Ф. Остапенко (1968) рассматриваемая территория входит в состав Адагум-Пшишского лесорастительного округа. По районированию А. И. Галушко (1978—1980) южная часть крайнего западного участка Северо-Западного Кавказа обозначена как Крымская провинция.

Учитывая большое сходство флоры и растительности причерноморских территорий (Болгарии (южная часть побережья), Турции и Кавказа), W. Gajewski (1937) при анализе флористических элементов Польского Подолья выделил особую Эвксинскую провинцию (domene euxinska), которую отнес к Средиземноморской области (obszar srodziemnomorski). К этой провинции им был отнесен и Горный Крым. В. П. Малеев (1940б, 1947) на основании тесной связи главного ядра флоры северного склона Большого Кавказа с лесным Закавказьем включил Северо-Западный Кавказ в Северо-Кавказскую подпровинцию Эвксинской провинции Средиземноморской лесной

области. Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко (1980) критикуют схему районирования Малеева, так как для Средиземноморской области на равнинах и в нижнем горном поясе характерны леса из вечнозеленых древесных пород (*Quercus ilex*, *Q. suber*, *Olea europaea* и др.), отсутствующих на Кавказе. Изучаемая нами территория отнесена ими к Северо-Кавказской подпровинции Эвксинской провинции Европейской широколиственнолесной области.

P. H. Davis (1971), рассматривая вопрос об эндемизме флоры Турции, подразделяет ее на ряд областей и провинций. Северная часть Турции, по его классификации, вошла в Евро-Сибирскую область в составе Эвксинской провинции, которая, по Davis, охватывает прибрежную часть Кавказа, горный Крым и часть Болгарии (Dobrudja).

M. Zohary (1973) в пределах Евро-Сибирской области (Euro-Siberian region) выделил Понтийскую провинцию (Pontic province) и относит к ней почти всю Турцию, восток Болгарии, Румынии, юг Украины, Крым, Кавказ, включая Талыш, но без прикаспийского побережья. Понтийскую провинцию он подразделяет на подпровинции. Эвксинской провинции (в нашем понимании) соответствует Эвксинский округ (Euxinian districts) Эвксино-Гирканской подпровинции.

На основании анализа и критического пересмотра литературных данных А. Л. Тахтаджян (1978) Эвксинскую провинцию отнес к Циркумбореальной области и охарактеризовал ее границы, выделив наиболее характерные эндемичные роды и виды этого фитохориона. Большинство из этих таксонов встречаются в Колхиде или других регионах провинции. Среди объединяющих видов указаны *Quercus hartwissiana* Stev. и *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don fil. Ареал *Q. hartwissiana* соответствует области распространения третично-реликтовой лесной флоры Колхиды (Малеев, 1935) или Эвксинской провинции Тахтаджяна. Горные системы Большого и Малого Кавказа без западной причерноморской, восточной прикаспийской и засушливых юго-западных, южных и юго-восточных частей включены им в Кавказскую провинцию Циркумбореальной области. Таким образом, изучаемый район расположен на стыке Кавказской, Эвксинской и Крымско-Новороссийской провинций Циркумбореальной области. По районированию Тахтаджяна (1978), северная граница Эвксинской провинции на Северо-Западном Кавказе проходит по Водораздельному хребту. Однако его высоты в западной части не представляют значительного препятствия для проникновения эвксинских элементов на северный макросклон, в связи с чем граница этой провинции может быть сдвинута севернее, в соответствии с ареалами *Quercus hartwissiana* (Красильников, 1956; Меницкий, 1971) и *Trachystemon orientalis*, а также некоторых других колхидских видов. Таким образом, южная часть Адагум-Пшишского района восточнее водораздела рек Убин и Афипс и юг Бело-Лабинского флористического района могут быть отнесены к Эвксинской провинции (рис. 1), характерным признаком которой также является наличие широколиственных полидоминантных лесов в нижнем поясе. Границу Эвксинской провинции на Северном Кавказе мы предлагаем проводить следующим образом: гора Большой Афипс — гора Собер-Баш — ст. Ставропольская — хребет Пшаф — хребет Котх — г. Апшеронск — пос. Тульский — пос. Мостовской — ст. Ахметовская — гора Аджара.

Район наших исследований преимущественно лесной и умеренно влажный. Флора бассейна р. Афипс отличается однообразием. Основным типом растительности исследуемой территории являются леса мезофильного типа, в которых встречаются эвксинские элементы: *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach., *Quercus hartwissiana*, *Trachystemon orientalis*, а также виды, характерные для эвксинской провинции, но выходящие за ее границы (*Staphylea pinnata* L., *Smilax excelsa* L., *Hedera helix* L., *Periploca graeca* L., *Scopolia carniolica* Jacq. и др.). Большинство этих видов довольно часто встречаются в описываемом районе. *Quercus hartwissiana* — один из наиболее ярких показателей колхидского влияния на северном склоне Кавказа (Малеев, 1939а). Этот третичный реликт широко распространен в западной части Кавказа в Бело-Лабинском флористическом районе (Меницкий, 1971, 1984). Северо-западную границу кавказской части его ареала можно провести по водоразделу рек Афипс и Безепс. На север он доходит до ст. Ставропольской, где обнаружен в составе пойменных

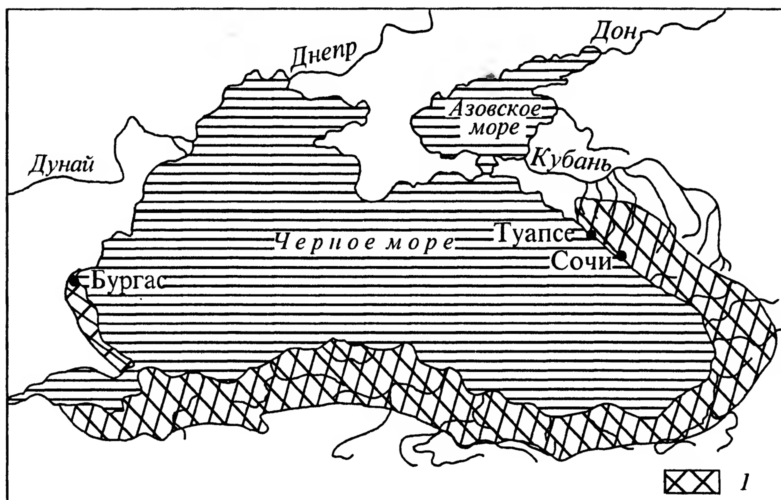



Рис. 1. Границы Эвксинской провинции Циркумбореальной области (*1*).

лесов в виде примеси, не образуя, как и в других районах своего ареала, чистых насаждений. Обычными растениями в подлеске (весь бассейн р. Афипс) являются *Staphylea pinnata* (северная граница распространения — сохранившийся участок леса севернее ст. Северской), *Philadelphus caucasicus* Koehne, *Hedera helix*, *Trachystemon orientalis* (нами встречен в бассейнах рек Шебш и Безепс). В большом количестве в травянистом покрове дубовых и грабовых лесов на платообразных вершинах хребтов и в их подножиях представлен *Aristolochia steupii* Woronow (на запад до водораздела рек Афипс и Убин).

Из наиболее распространенных типов леса следует выделить дубово-грабовые, дубово-ясеневые, реже буковые леса (Остапенко, 1969). В начале 1950-х годов на изучаемой территории, особенно в верховьях р. Афипс, проводились сплошные рубки дубового леса, в настоящее время здесь произрастают леса из *Carpinus caucasicus* с примесью *Ulmus carpinifolius* и др. В древостое пойменных лесов преобладают *Alnus barbata* C. A. Mey., *Corylus avellana* L. и др. Более подробной характеристике флоры лесных формаций бассейна р. Афипс будет посвящена специальная работа.

Для бассейна р. Афипс также характерны остепненные, сенокосные и заливные луга, а на повышениях рельефа и на обнажениях скал — петрофитные сообщества. Последние занимают незначительные площади и приурочены в основном к вершинам гор Водораздельного хребта в пределах высот от 400 до 800 м над ур. м. Они расположены на платообразных вершинах всех гор и хребтов, а также на южном и западном склонах гор Собер-Баш и Лысая (небольшие участки встречаются и на обрывистом северном склоне); южных склонах гор Бараний Рог, Большой Афипс и хребтов Пшаф и Воровской; восточном, южном, западном и, отчасти, северном склонах горы Папай (рис. 2). Нами обследованы гребни гор, хребтов и склоны, расположенные в пределах северного макросклона Кавказа. Субстрат здесь представлен в основном легкоразрушающимися породами мелового периода — песчаными сланцами, известняками, мергелями. Преобладающие почвы светло-серые горно-лесные оподзоленные, перегнойно-карбонатные и бурые горно-лесные (Почвы..., 1960). На горе Большой Афипс встречаются участки с деградированными черноземами. Почвенный покров в местах выхода материнских пород почти отсутствует. Из-за крутизны склонов наблюдается дефицит влаги.

У верхнего предела леса, на границе с петрофитными группировками, основным типом растительности является дубово-грабовый лес. Доминантом в нем является *Quercus petraea* L. ex Liebl. Сообщества с участием петрофитов встречаются главным




**Рис. 2. Места расположения петрофитной флоры Северо-Западного Кавказа с участием Средиземноморских элементов.**

**Горы: *1* — Шизе; *2* — Папай; *3* — Собер-Баш; *6* — Бараний Рог; *7, 9* — Лысая; *8* — Большой Афипс. Хребты: *4* — Воровской, *5* — Пшаф.**

образом в поясе дубово-ясеневых лесов, в которых содоминантом *Q. petraea* является *Fraxinus excelsior* L. (иногда ясень даже преобладает в 1 ярусе). Реже встречаются *Carpinus orientalis* L., *Ulmus glabra* Huds. и некоторые другие породы. Кустарниковый ярус в основном представлен *Ligustrum vulgare* L., *Rosa canina* L., *Cornus mas* L. В травостое преобладают *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Anemonoides blanda* (Schott et Kotschy) Holub., *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh., *Pimpinella tripartita* Kalen. и др.

Дубово-грабовые и дубово-ясеневые леса через кустарниковые заросли из *Rosa canina*, *Rhamnus cathartica* L., *Ligustrum vulgare*, *Viburnum lantana* L. постепенно сменяются на обнажениях скал и в местах выхода известняков скально-осыпной растительностью.

Петрофитная растительность бассейна р. Афипс представляет интерес в связи с обилием в ней эндемичных, реликтовых, редких и исчезающих видов, а также в связи с оторванностью этой растительности от основного ареала средиземноморских видов (Алтухов, Литвинская, 1989).

На Черноморском побережье Кавказа (Анапа-Геленджикский флористический район) В. В. Сергеева (1991) выделила 3 группы скально-осыпной растительности: 1) микро-группировки в расщелинах приморских скал; 2) щебнисто-осыпная группа, приуроченная к закрепленным осыпям; 3) молодые и подвижные осыпи. Последние 2 группы присутствуют и в районе наших исследований. Кроме того, нами изучена флора скальных обнажений в долинах рек, которая из-за небольшой высоты над уровнем моря довольно скудна — около 40—45 видов. Сравнительная характеристика флоры петрофитов Черноморского побережья, описанной в работах разных авторов (Малеев, 1931; Сергеева, 1991; Зернов, 2000, и др.), и верховий р. Афипс показала их большое сходство, что обусловлено соседством Анапа-Геленджикского и Адагум-Пшишского флористических районов.

На закрепленных осыпях гор Лысая, Бараний Рог и Папай представлены типичные можжевеловые редколесья из *Juniperus foetidissima* Willd. и *J. oxycedrus* L. Буш (1909) отмечал наличие *J. excelsa* Bieb., однако данный вид нами не был обнаружен. На его отсутствие обращал внимание и Малеев (1939б). Здесь же произрастают кустарники *Jasminum fruticans* L., *Prunus spinosa* L., *Rhamnus cathartica*, *Carpinus orientalis*,

*Cotinus coggygria* Scop. и др. На южном склоне горы Бараний Рог, на более пологом его участке, встречаются заросли *Paliurus spina-christi* Mill.

Для петрофитной растительности закрепленных склонов характерны следующие типы ассоциаций: типчаково-асфоделиновая, ковыльно-асфоделиновая, жасминово-разнотравная, разнотравно-псефеллюсовая и др. Травостой сплошного покрова не образует. В нем преобладают *Asphodeline taurica* (Pall. et Bieb.) Endl., *A. lutea* (L.) Reichenb. (западнее горы Большой Афипс не выявлена), *Salvia ringens* Smith, *Anemonoides blanda*, *Alyssum calycinum* L., *A. murale* Waldst. et Kit., *Phlomis taurica* Hartwiss ex Bunge, *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Festuca valesiaca* Gaudin. Реже встречаются *Peucedanum longifolium* Waldst. et Kit., *Seseli ponticum* Lipsky, *Melilotoides cretacea* (Bieb.) Sojak., *Helianthemum nummularia* (L.) Mill., *Dianthus acantholimonoides* Schischk., *Erysimum cuspidatum* (Bieb.) DC., *Onosma aucheriana* DC. (гора Папай) и др. Антропогенная нагрузка (туризм и т. п.) дает возможность внедрения во флору петрофитов рудеральных элементов *Microthlaspi perfoliatum* (L.) F. K. Mey., *Caucalis platycarpos* L., *Thesium arvense* Horvatovszky, *Stellaria holostea* L., *Valerianella locusta* (L.) Laterrade, *Erophila verna* (L.) Bess., *Plantago lanceolata* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Dactylis glomerata* L. и др.

На крутых обрывистых участках растительный покров представлен единичными экземплярами *Seseli pontica*, *Salvia ringens*, *Melilotoides cretacea*, *Allium saxatile* Bieb., *Asplenium ruta-muraria* L. и некоторыми др.

Кроме того, на горе Папай произрастают такие виды, как *Paeonia tenuifolia* L., *Artemisia caucasica* Willd., а также *Veronica filifolia* Lipsky — узкорегиональный эндемик Северо-Западного Закавказья, ранее отмечавшийся для черноморского побережья Кавказа. Только на этой вершине нами обнаружен редкий вид — *Eremurus spectabilis* Bieb.

Молодые и подвижные осыпи представлены только на северных склонах гор Лысая и Папай. На таких щебнистых местах были найдены *Lamyra echinocephala* (Willd.) Tamamsch., *Alyssum murale*, *Muscari neglectum* Guss., *Securigera orientalis* (Mill.) Lassen.

На горах Большой Афипс, Собер-Баш и хребтах Воровской и Пшаф петрофитные сообщества имеют обедненный флористический состав, хотя и там присутствуют *Peucedanum longifolium* (кроме хребта Пшаф), *Stipa pulcherrima* (кроме хр. Пшаф), *Convolvulus cantabrica* L., *Salvia ringens*, *Geranium sanguineum* L., *Linum tenuifolium* L. и др. Хребет Пшаф, расположенный в 25 км от Главного Кавказского хребта, является самым северным горным массивом, где встречаются участки петрофитной растительности, хотя и в достаточной степени деградированные вследствие активной деятельности человека. Здесь также обнаружен такой редкий вид, как *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl. (Крымско-Западнозакавказский эндемик), ранее отмечавшийся в Краснодарском крае только для Черноморского побережья (Аверьянов, 1994; Литвинская, 1998; Зернов, 2000). Небольшие участки с гемиксерофильными видами (*Seseli pontica*, *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Linaria genistifolia* (L.) Mill.) также встречены нами между пос. Тхамаха и ст. Ставропольской в среднем течении р. Шебш на крутых известняковых склонах южной и западной экспозиции. По обрывистым берегам р. Убин *Seseli pontica* встречается почти до ст. Убинской. У последней этот вид произрастает также на галечниках по берегам реки.

По-видимому, ввиду труднодоступности подходов к горе Лысой, которая находится по правому берегу р. Шебш напротив горы Бараний Рог, Бушу, Косенко и Малееву не удалось побывать на ней, поэтому в их работах нет конкретных сведений о ее флоре. Наши исследования показали наличие на этой вершине целого комплекса средиземноморских элементов и представителей скально-осыпной растительности. Кроме приведенных выше растений укажем *Cleistogenes bulgarica* (Bornm.) Keng, *C. serotina* (L.) Keng, *Sesleria alba* Smith., *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Hypericum lydium* Boiss., *Allium moschatum* L., *Erysimum callicarpum* Lipsky, *Scabiosa micrantha* Desf., *Thymus markhotensis* Maleev, *Centaurea declinata* Bieb., *Inula ensifo-*

*lia* L., *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó, *Linum tenuifolium*, *Trifolium scabrum* L., *Astragalus lasioglottis* Stev. ex Bieb., *Veronica dentata* F. M. Schmidt (*V. austriaca* auct.), *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Linaria genistifolia*, *Ajuga chia* Schreb., *Potentilla callieri* (Th. Wolf) Juz., *P. sphenophylla* Th. Wolf, *Viola kitaibeliana* Schult., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Sideritis montana* L.

Обследованием полян на горах Большой Афипс и Бараний Рог в 1936—1938 гг. занимался Малеев (1940а), который приводит для горы Большой Афипс список видов, составляющих основу травостоя (64 таксона). Кроме перечисленных Малеевым видов растений нами были обнаружены *Laserpitium hispidum* Bieb., *Conringia austriaca* (Jacq.) Sweet, *Muscari neglectum*, *Bupleurum rotundifolium* L., *Ornithogalum woronowii* Krasch., *Stipa pulcherrima*, *Astragalus resupinatus* Bieb. (*A. fragrans* auct.), *Onobrychis cyri* Grossh., *Centaurea declinata* Bieb., *Cirsium euxinum* Charadze, *Galatella pontica* (Lipsky) Novopokr. et Bogdan, *Hieracium echioides* Lumn., *Vincetoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed.

Флора петрофитов, по нашим гербарным материалам, представлена 202 видами из 153 родов и 49 семейств. В это число вошли сорные и заносные виды. 127 видов не встречено в других типах растительных сообществ. Число видов может возрасти до 220 и выше за счет растений, выявленных на южном макросклоне Главного Кавказского хребта (например, на горе Большой Афипс — *Thymus helendzhicus* Klok. et Shost.), но не найденных пока на северном макросклоне. Основу флоры составляют покрытосеменные растения (199 видов, или 98.52 %), из которых 44 вида (22.11) — однодольные, 155 видов (77.89) — двудольные. Голосеменные представлены 2 видами (0.99), папоротники — 1 видом (0.51 %).

Наиболее крупными семействами (15—27 видов) являются: *Asteraceae* (27), *Poaceae* (25), *Lamiaceae* (21), *Fabaceae* (15); 6—10 видами представлены: *Apiaceae* (10), *Rosaceae* (9), *Scrophulariaceae* (9), *Brassicaceae* (7), *Caryophyllaceae* (6); 19 семейств включают 2—4 вида: *Geraniaceae* (4), *Rubiaceae* (4), *Hyacynthaceae* (4), *Asphodelaceae* (3), *Oleaceae* (3), *Ranunculaceae* (3), *Cistaceae* (2), *Dipsacaceae* (2) и др.; 20 семейств — 1 вид: *Asclepiadaceae*, *Convolvulaceae*, *Paeoniaceae*, *Rutaceae*, *Santalaceae*, *Violaceae* и др. Если рассматривать *Liliaceae* в широком смысле, т. е. с включением в него семейств *Alliaceae*, *Asparagaceae*, *Asphodelaceae*, *Hyacynthaceae*, то оно становится одним из крупных семейств (14 видов). Состав ведущих семейств в общем типичен для флор Голарктики, а их порядок расположения в спектре указывает на наличие признаков как бореальных, так и средиземноморских флор. Сравнение спектра ведущих семейств изучаемой флоры с флорами других территорий носит в данном случае относительный характер, поскольку в настоящей работе нами рассматривается не флора в целом, а только группировки нагорных ксерофитов, хотя определенные закономерности прослеживаются даже в этом случае. Отметим, к примеру, что в странах Средиземноморья *Fabaceae* обычно стоит на 2-м месте (Flora..., 1988) или даже выходит на 1-е, в то время как во флоре петрофитов бассейна р. Афипс доля его участия существенно снижена (4-е место), что наблюдается и в других северокавказских флорах (Амирханов, 1988; Воробьева, Кононов, 1991). К Средиземноморской (точнее — Субсредиземноморской) области генетически тяготеют флоры Горного Крыма и Северо-Западного Закавказья, в которых *Fabaceae* занимает соответственно 2-е (Рубцов, Привалова, 1964) и 3-е (Зернов, 1998) места. Об ослаблении средиземноморского влияния в рассматриваемой части Кавказа свидетельствует также бедность видами семейств *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae*. На средиземноморские черты изучаемой флоры указывают относительное обилие *Lamiaceae* и *Apiaceae* и смещение *Rosaceae* на 7-е место в спектре, роль которого более высока в бореальных флорах (Толмачев, 1986). О бореальном влиянии говорит и расположение семейства *Poaceae* на 2-м месте.

Доля 10 ведущих семейств, включающих 143 вида, составляет 70.79 %. Учитывая характер водного режима изучаемой территории (дефицит влаги), этот показатель не выходит за рамки приводимых А. И. Толмачевым (1970, 1974, 1986) и Р. В. Камелиным (1973) данных для флор засушливых районов — 62.0—71.0 %.

ТАБЛИЦА 1

Биологический спектр петрофитной флоры бассейна р. Афипс

| Жизненные формы по системе К. Раункиера | Число видов | Доля от общего числа видов, % |
|---|---|---|
| Гемикриптофиты | 118 | 58.41 |
| Терофиты | 30 | 14.85 |
| Криптофиты (геофиты) | 24 | 11.88 |
| Фанерофиты | 17 | 8.42 |
| микрофанерофит | 12 | 5.94 |
| нанофанерофит | 5 | 2.48 |
| Хамефиты | 13 | 6.44 |

Отношение числа видов к числу родов (1.3) указывает на преобладание в процессе генезиса данной флоры аллохтонных процессов. Относительно крупными родами являются: *Veronica* (5), *Geranium* (4), *Allium* (4). Остальные роды содержат 1—2, реже 3 вида.

Результаты биоморфологического анализа представлены в табл. 1.

Таким образом, в изучаемой группе более половины видов (58.41 %) составляют гемикриптофиты, что говорит о жесткости условий, в которых формировалась флора: резкие перепады суточных температур, почти полное отсутствие почвенного слоя, дефицит влаги и т. п. Довольно большое число терофитов (14.85 %) свидетельствует о значительном средиземноморском влиянии. 3-е место в биологическом спектре принадлежит геофитам (11.88 %), представленным в основном видами из класса *Liliopsida*. Некоторые из них даже выступают содоминантами в сообществах: *Asphodeline lutea*, *A. taurica*. Также обильны *Allium moschatum*, *A. saxatile*, *Muscari neglectum*. Участие фанерофитов (8.42 %) обусловлено постепенным наступлением леса на петрофитную растительность и является специфической особенностью этого региона. Петрофитную растительность Северо-Западного Кавказа нельзя причислить к фриганоидным сообществам, так как в ней хамефиты, как правило, не являются эдификаторами ассоциаций и их доля в сложении петрофитных комплексов незначительна (6.44 %).

Для выяснения фитогеографической приуроченности изучаемой флоры, ее связей с другими флорами и выявления путей и источников ее формирования нами был составлен спектр географических элементов (табл. 2). При их выявлении за основу была взята оригинальная система, разработанная Н. Н. Портениером (1993а, 1993б, 2000а, 2000б), основанная на ботанико-географическом районировании M. Zohary (1973), Тахтаджяна (1970, 1974, 1978), Takhtajan (1986), Камелина (1973, 1979, 1990), J. Leonard (1989) и др.

Для географического анализа нами выделено 12 географических элементов (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что ядро флоры составляют элементы бореальной группы (54.95 %), к которым мы причисляем и крымско-новороссийские виды. Преобладающими в этой группе являются евро-кавказские (16.33) и кавказские (12.38 %) элементы. Эвксинские элементы (2.48 %) играют незначительную роль. Доля общедревнесредиземноморских элементов составляет всего 29.70 %, среди которых преобладают древнесредиземноморские (13.37 %). Средиземноморские элементы, составляющие 8.9 % флоры, играют незначительную роль. Во флоре Горного Крыма, по данным Рубцова и Привалова (1964), средиземноморские виды занимают главенствующее положение (около 23 %). Такой высокий показатель объясняется иным пониманием географических элементов этими авторами по сравнению с нашим. Северо-Западное Закавказье по сравнению с Крымом имеет уже обедненный состав средиземноморских элементов (Кузнецов, 1909; Тахтаджян, 1978, и др.). К сожалению, Зерновым (1998, 2000) не приводится географический анализ изученной им

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов петрофитной флоры бассейна р. Афипс по географическим элементам

| Географический элемент | Число видов | Доля от общего числа видов, % |
|---|---|---|
| | абс. | |
| Плюрирегиональный | 2 | 0.99 |
| **Общеголарктический** | 4 | 1.98 |
| Голарктический | 4 | 1.98 |
| **Общепалеарктический** | 25 | 12.37 |
| Палеарктический | 25 | 12.37 |
| **Общебореальный** | 111 | 54.95 |
| Евро-Сибирский | 16 | 7.92 |
| Евро-Кавказский | 33 | 16.33 |
| Понтическо-Южносибирский | 19 | 9.40 |
| Эвксинский | 5 | 2.48 |
| Кавказский | 25 | 12.38 |
| Крымско-Новороссийский | 13 | 6.44 |
| **Общедревнесредиземноморский** | 60 | 29.70 |
| Древнесредиземноморский | 27 | 13.37 |
| Средиземноморский | 18 | 8.90 |
| Ирано-Туранский | 15 | 7.43 |

флоры Северо-Западного Закавказья. На Северном Кавказе с продвижением с запада на восток участие средиземноморского элемента флоры уменьшается. Анализ флоры пояса нагорных ксерофитов бассейна р. Черек Безенгийский (Центральный Кавказ) показал почти полное их отсутствие — 0.93 % (Портениер, 1993б). Родство флор Горного Крыма и Кавказа подтверждается родственными связями эндемиков Крыма с видами Северо-Западного Закавказья, которые подробно рассмотрены В. П. Малеевым (1941) и Н. И. Рубцовым (1959).

Для флоры петрофитов бассейна р. Афипс характерно наличие представителей нескольких групп эндемиков. Зернов (1998) указывает 19 видов эндемичных для Северо-Западного Закавказья, из которых 10 были обнаружены нами и на северном макросклоне Кавказа: *Dianthus acantholimonoides*, *Erysimum callicarpum*, *Hypericum lydium*, *Seseli ponticum*, *Sideritis euxinum*, *Thymus markhotensis*, *Hypericum maleevii* A. Zernov et A. Jelen. (= *H. strictum* Maleev) (светлые скальнодубовые леса на хребтах Воровской, Дерби; в окр. ст. Убинской; на опушке леса на восточном склоне горы Папай), *Veronica filifolia*, *Asperula lipskyana*, *Potentilla sphenophylla*. Дизъюнкции первых 6 видов ранее были зарегистрированы различными авторами. *Thymus markhotensis* Малеев (1931) указывает и для Крыма.

Из 25 Крымско-Новороссийских эндемиков (Рубцов, Привалова, 1961) в нашем районе встречаются 3: *Potentilla callieri*, *Melilotoides cretacea*, *Centaurea declinata*. Последние 2 вида указываются впервые. Широко распространен также *Phlomis taurica* — Крымско-Новороссийско-Предкавказский эндемик. *Cirsium euxinum* Зерновым (1998) отнесен к Закавказско-Колхидским эндемикам. Группа Крымско-Кавказских эндемиков представлена 2 таксонами: *Ornithogalum woronowii* и *Laserpitium hispidum*. Таким образом, в петрофитной флоре бассейна р. Афипс насчитывается 17 условно эндемичных видов, 7 из которых ранее для нее не указывались. В основном это виды, иррадиирующие сюда из Северо-Западного Закавказья.

Большинство из этих видов являются редкими и исчезающими, занесенными в Красные книги СССР, РСФСР, Краснодарского края. Так, уязвимыми видами

являются: *Onosma aucheriana*, *Dianthus acantholimonoides*, *Juniperus foetidissima*, *Paeonia tenuifolia*, *Veronica filifolia*.

По результатам наших исследований можно сделать следующие выводы.

1) Составленный полный список видов петрофитной флоры Северо-Западного Кавказа (в пределах бассейна р. Афипс) включает 202 вида из 153 родов и 49 семейств. Основу флоры составляют представители семейств *Asteraceae*, *Poaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*.

2) Наибольшее число видов зарегистрировано на горах Папай, Лысая и Бараний Рог, а горы Большой Афипс, Собер-Баш и хребты Воровской и Пшаф имеют обедненный флористический состав, что, вероятно, объясняется орографическими и эдафическими условиями. Южнее горы Большой Афипс и хребта Воровской расположены горы Плоская, Подкова и др., которые препятствуют проникновению на эти вершины закавказских видов. К тому же на горе Большой Афипс, на некоторых ее участках, развиты деградированные черноземы с луговой растительностью, которая вытесняет перфитную флору, а хребет Пшаф подвержен сильному антропогенному воздействию.

3) Проведенное сравнение флористических комплексов с прилегающими восточными (Горяче-Ключевской р-н) и юго-западными (Северо-Западное Закавказье) территориями показало, что юго-восточнее средиземноморское влияние ослабевает и там встречаются лишь единичные представители средиземноморского элемента флоры. Сопоставление петрофитной флоры бассейна р. Афипс с флорой Северо-Западного Закавказья обнаруживает их большое сходство (176 общих видов, или 87.13 % изучаемой флоры петрофитов). Это подтверждает заключение Малеева (1939б) о том, что ранее ареалы гемиксерофильных элементов были сплошными и заходили на северный макросклон Главного хребта, а в настоящее время в связи с большей влажностью, чем в более засушливые периоды, разобщены и расположены среди мезофильных лесов.

4) Из 17 условноэндемичных видов Северо-Западного Закавказья, произрастающих также на северном макросклоне Кавказа, ранее указывалось 10 видов. Нами обнаружены *Potentilla sphenophylla*, *Hypericum maleevii*, *Veronica filifolia*, *Asperula lipskyana*, *Melilotoides cretacea*, *Centaurea declinata*, *Cirsium euxinum*.

5) Несмотря на то что горам Папай и Собер-Баш решением Крайисполкома Краснодарского края дан статус Государственных памятников природы местного значения, природоохранный режим на них не соблюдается. Все горы — рефугиумы средиземноморской флоры подвержены сильному антропогенному влиянию. Поэтому мы считаем важным поддержать мнение М. Д. Алтухова, С. А. Литвинской (1989) о необходимости создания в верховьях р. Афипс и ее притоков, с включением горы Собер-Баш и хребта Пшаф, ландшафтного заказника с заповедным режимом с целью охраны этих комплексов.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аверьянов Л. В.* Обзор видов семейства *Orchidaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 108—127.

*Алтухов М. Д.*, *Литвинская С. А.* Охрана растительного мира Северо-Западного Кавказа (Природа и мы). Краснодар, 1989. 189 с.

*Амирханов А. М.* Флора // Северо-Осетинский заповедник. М., 1988. С. 29—35.

*Буш Н. А.* О ботанико-географических исследованиях Кубанской области в 1908 г. // Изв. РГО. СПб., 1909. Т. 46. Вып. 4—6. С. 241—251.

*Буш Н. А.* Ботанико-географический очерк Кавказа. М.; Л., 1935. 107 с.

*Воробьева Ф. М., Кононов В. Н.* Флора Тебердинского заповедника (сосудистые растения) // Тр. Тебердинского гос. заповедника. Ставрополь, 1991. Вып. 13. 81 с.

*Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. 1978—1980. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.; 1980. Т. 2. 352 с.; 1980. Т. 3. 328 с.

*Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И.* Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края // Изв. Тифлисс. гос. политех. ин-та. 1928. Вып. 3. С. 1—60.

*Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

*Зернов А. С.* Флора Северо-Западного Закавказья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.

*Зернов А. С.* Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

*Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

*Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

*Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии: ботанико-географический анализ. Л., 1979. 117 с.

*Камелин Р. В.* Флора Сырдарьинского Алатау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л., 1990. 146 с.

*Косенко И. С.* Ботанико-географическая характеристика районов табаководства Кубанского и Майкопского округов // Тр. Гос. ин-та табаковедения. Краснодар, 1930. Вып. 75. 80 с.

*Косенко И. С.* Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

*Красильников Д. И.* О дубе Гартвиса // Бюл. МОИП. 1956. Т. 59. Вып. 6. С. 101—104.

*Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Имп. Акад. Наук. СПб. 1909. Т. 24. Сер. 8. По физ.-мат. отделению. № 1. С. 1—177.

*Литвинская С. А.* Общий обзор видов семейства Орхидных на Северо-Западном Кавказе // Бюл. Бот. сада им. И. С. Косенко. Краснодар, 1998. С. 46—55.

*Литвинская С. А., Таховская С. А.* Состояние биоразнообразия экосистем Северо-Западного Кавказа // География Краснодарского края: антропогенные воздействия на окружающую среду. Краснодар, 1996. С. 133—143.

*Малеев В. П.* Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал и ее отношение к Крыму // Зап. Гос. Никитского бот. сада. Ялта, 1931. Т. 13. Вып. 2. С. 71—174.

*Малеев В. П.* Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur* // Бот. журн. 1935. Т. 20. № 3. С. 292—321.

*Малеев В. П.* О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа // Изв. Русск. геогр. общ-ва. 1939а. № 6. С. 844—855.

*Малеев В. П.* О следах ксеротермического периода на Северо-Западном Кавказе // Сов. ботаника. 1939б. № 4(2). С. 68—75.

*Малеев В. П.* О растительности полян предгорий Северо-Западного Кавказа (К вопросу о взаимоотношениях леса и степи на Северном Кавказе) // Сов. ботаника. 1940а. № 2. С. 30—47.

*Малеев В. П.* Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. БИН АН СССР. 1940б. Сер. 3. Вып. 4. С. 135—251.

*Малеев В. П.* Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 61—144.

*Малеев В. П.* Средиземноморская лесная область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. Т. 2. Вып. 2. С. 72—86.

*Меницкий Ю. Л.* Дубы Кавказа. Обзор кавказских представителей секции *Quercus*. Л., 1971. 196 с.

*Меницкий Ю. Л.* Дубы Азии. Л., 1984. 316 с.

*Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

*Остапенко Б. Ф.* Классификация типов леса и лесотипологическое районирование северного склона Большого Кавказа // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1968. Т. 72 (109). С. 45—110.

*Остапенко Б. Ф.* Встречаемость и распространенность типов леса северного склона Большого Кавказа // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1969. Т. 86 (123). С. 135—163.

*Портениер Н. Н.* Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). I. Природные условия района и общая характеристика его флоры и растительности // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 10. С. 16—22.

*Портениер Н. Н.* Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). II. Географические элементы // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 1—17.

*Портениер Н. Н.* Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 6. С. 76—84.

*Портениер Н. Н.* Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 26—33.

*Почвы* предгорных районов Краснодарского края и их использование под культуру чая. М., 1960. С. 41—102.

*Роговской П. А.* Материалы по лесной растительности Псекупского лесничества // Тр. Краснод. гос. пед. ин-та. Краснодар, 1937. Т. 6. Вып. 1. С. 81—174.

*Рубцов Н. И.* Краткий обзор эндемов Крыма // Тр. Никитского бот. сада. Ялта, 1959. Т. 29. С. 19—54.

*Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* Опыт сопоставления флор Горного Крыма и Западного Закавказья // Тр. Никитского бот. сада. Ялта, 1961. Т. 35. С. 5—31.

*Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* Флора Крыма и ее географические связи // Тр. Никитского бот. сада. 1964. Т. 37. С. 16—36.

*Сафронов И. Н.* Геоморфология Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1969. 220 с.

*Сергеева В. В.* О видовом составе петрофитов Черноморского побережья (на примере хребта Маркотх) // Актуальные вопросы экологии и охраны природы Черноморского побережья. Ч. 1. Краснодар, 1991. С. 85—87.

*Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 148 с.

*Тахтаджян А. Л.* Флористическое деление суши // Жизнь растений. М., 1974. Т. 1. С. 114—153.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

*Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флоре земного шара // Вестн. Ленингр. ун-та. Л., 1970. № 15. С. 62—74.

*Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 224 с.

*Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 200 с.

*Харадзе А. Л., Гагнидзе Р. И.* Обзор гемиксерофильного эндемичного элемента флоры Новороссийской подпровинции Кавказа // Заметки по системат. и географ. растит. Тбилиси, 1970. Вып. 28. С. 56—80.

*Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 400 с.

*Davis P. H.* Distribution patterns in Anatolia with particular reference to endemism // Plant life of South-West Asia. Edinburgh, 1971. P. 15—27.

*Flora* of Turkey and the East Aegean islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1988. Vol. 10. 590 p.

*Gajewski W.* Elementy flory polskiego Podola (Les elements de la flore de la Podolie polonaise) // Planta polonica. Materialy do flory Polskiej. 1937. Vol. 5. 210 p.

*Leonard J.* Considerations phytogeographiques sur les phytochorias irano-touraniénne, saharo-sindiénne et de la Somalie-pays Masai // Contribution á l'etude de la flore et de la vegetation des deserts d'Iran. Belgique, 1989. Fasc. 9. 123 p.

*Takhtajan A. L.* Floristic regions of the world. Barkeley; London, 1986. 522 p.

*Zohary M.* Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart; Amsterdam, 1973. Vol. 1—2. 739 p.

## SUMMARY

Taxonomic, biomorphological, geographical descriptions of petrophytic flora of the North-West Caucasus within the northern mountain-side of the Great Caucasus Range are presented.

The flora of Adagum-Pshish region comprises 202 species from 153 genera of 49 families of flowering plants. More than a half of the total species number (58.41 %) are hemicryptophytes, 14.85 % are terophytes, the fact giving the evidence of Mediterranean influence. Presence of phanerophytes (8.42 %) is conditioned by a gradual advance of forest into the petrophytic vegetation. The basic part of the flora is presented by boreal geographic elements (54.95 %). Mediterranean geographic elements play an insignificant part (8.90 %).

---

581.9 (571.151) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© Е. Ю. Зыкова

# ФЛОРА ГОРОДА ГОРНО-АЛТАЙСКА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

E. Yu. ZYKOVA. FLORA OF GORNO-ALTAISK TOWN AND ITS ENVIRONS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск
e-mail: zykov@bionet.nsc.ru
Поступила 20.06.2000

Приведены данные и анализы флоры г. Горно-Алтайска и его окрестностей, насчитывающей 515 видов высших сосудистых растений, относящихся к 285 родам и 75 семействам. Дается анализ флоры.
Ключевые слова: флора, конспект, анализ, Алтай.

Настоящее сообщение — результат исследования флоры Горно-Алтайска и его окрестностей (в пределах 2 км от условной черты города), начатого нами в 1995 г. Ранее был депонирован конспект флоры, насчитывающий 298 видов высших сосудистых растений (Студеникина, 1997).

Город Горно-Алтайск — столица Республики Алтай, обширной горной территории, которая относится, согласно флористическому районированию А. Л. Тахтаджяна (1978), к Алтае-Саянской флористической провинции. По геоботаническому районированию А. В. Куминовой (1960), исследуемая территория входит в Северо-Алтайский предгорный округ подпровинции Северный Алтай.

Поселение, возникшее на территории современного Горно-Алтайска, появилось в начале XIX в. и с 1928 г. приобрело статус города. До 1932 г. город назывался Улала, с 1932 по 1948 г. — Ойрот-Тура, а в 1948 г. был переименован в Горно-Алтайск.

Город расположен по узкой долине р. Маймы и на окружающих ее холмах, абсолютная высота которых не превышает 700 м над ур. м. Р. Майма пересекает Горно-Алтайск в направлении с юго-востока на северо-запад. Местами долина р. Маймы в той или иной степени заболочена. По режиму увлажнения Горно-Алтайск входит в избыточно-влажный район. Среднегодовое количество осадков составляет 700—850 мм, из которых 70—80 % выпадает в летний период (Агроклиматический..., 1962; Кривоносов, Ревякин, 1971). Среднегодовые температуры положительные (1—3 °С). Среднемесячные температуры января колеблются от –14 до –19 °С, а июля — от 16 до 18 °С. Зимой в Горно-Алтайске возможно понижение температуры воздуха до –35 °С, максимальная температура летом — +40 °С. Для окр. Горно-Алтайска характерны почвы черноземного типа, горные серые лесные и глубоко оподзоленные. На распределении почв резко сказывается влияние экспозиции склонов: лесные почвы развиваются преимущественно на северных склонах, а степные — на южных. Почвами черноземного типа представлен почвенный покров долины р. Маймы (Ковалев и др., 1973).

Растительность окр. Горно-Алтайска довольно разнообразна. Склоны и вершины холмов покрыты березово-осиновыми, сосновыми, сосново-лиственными, пихтовыми и черневыми лесами с высокой встречаемостью третичных реликтов. Нередки лесные луга. Пространства, лишенные леса, покрыты настоящими и остепненными лугами. В долине р. Маймы на заболоченных участках развиваются низинные щучковые и вейниковые луга.

Значительная часть окр. Горно-Алтайска распахана или в той или иной мере подвергается антропогенному воздействию.

В период исследований, проводимых с 1995 по 1999 г. (Студеникина, 1999), на территории Горно-Алтайска и его окрестностей было выявлено 515 видов высших сосудистых растений, относящихся к 285 родам и 75 семействам. Основная роль принадлежит покрытосеменным, включающим 97.3 % видов флоры, среди них преобладающее значение имеют двудольные — 78.5 %. Незначительный вес во флоре имеют голосеменные (0.6 %) и сосудистые споровые (2.1 %).

Наиболее крупными семействами являются *Asteraceae* (65 видов), *Poaceae* (54), *Rosaceae* (33), *Fabaceae* (32), *Ranunculaceae* (25), *Brassicaceae* (24), *Caryophyllaceae* (22), *Lamiaceae* (21), *Scrophulariaceae* (19), *Cyperaceae* (17) и *Apiaceae* (17). Всего они содержат 329 видов, что составляет 63.9 % видов флоры. Состав ведущих

семейств характеризует флору как бореальную (Толмачев, 1986). Во флоре содержится 30 одновидовых и 12 двувидовых семейств.

Наиболее богаты по количеству родов семейства *Asteraceae* (39 родов), *Poaceae* (31), *Brassicaceae* (19), *Rosaceae* (17), *Lamiaceae* (16), *Apiaceae* (15), *Caryophyllaceae* (13), *Ranunculaceae* (12), *Fabaceae* (11). 44 семейства включают лишь по 1 роду.

Только 2 рода содержат более 10 видов: *Carex* (15) и *Viola* (11). По 9 видов включают роды *Vicia*, *Galium*, *Veronica*, по 8 — *Potentilla*, *Artemisia*, *Poa*, по 7 — *Ranunculus*, *Salix*, *Euphorbia*. Флора содержит 186 одновидовых и 47 двувидовых родов.

При анализе семейственных и родовых спектров становится очевидным преобладание во флоре маловидовых семейств и родов. Так, одно-, двувидовые семейства составляют более половины (56 %) всех семейств флоры, а одно-, двувидовые роды составляют более 3/4 (82 %) родов флоры. Подобные соотношения свидетельствуют о слабом процессе видообразования и о значительной роли миграции в процессе флорогенеза.

Во флоре Горно-Алтайска и его окрестностей самую обширную экологическую группу видов (по отношению к водному режиму) образуют мезофиты (54 %); ксерофиты вместе с мезоксерофитами составляют 26.8 %. Преобладание в изучаемой флоре мезофитов свидетельствует о бореальном характере флоры, значительное участие во флоре ксерофитов и мезоксерофитов обусловлено зональной приуроченностью района. Значительное число мезогигрофитов (7.6 %) и гигрофитов (11.6 %) во флоре Горно-Алтайска отражает хорошее развитие интразональной растительности на сырых и заболоченных участках территории.

Ксерофиты и гигрофиты имеют большое значение в семействах *Asteraceae* и *Poaceae*. Содержание гигрофитов высоко в сем. *Lamiaceae*, значительное число ксерофитов включает сем. *Fabaceae*.

Географический анализ показал преобладание во флоре видов с широким ареалом. Виды-космополиты составляют 9.2 % флоры, голарктические — 22.7, евразийские — 49.3. Немного видов с азиатским (16.1 %) ареалом, невелико число видов, эндемичных для флоры Южной Сибири (2.7 %).

Биоморфологическую структуру флоры составляют следующие группы жизненных форм: деревья (12 видов), кустарники (30), полукустарники (1), полукустарнички (7), травянистые многолетники (374), травянистые двулетники (40) и однолетники (51 вид). Преобладают многолетние травянистые формы — 72.6 %.

Установлено, что в окр. Горно-Алтайска произрастает 17 видов растений, внесенных в «Красную книгу Республики Алтай» (1996): *Asarum europaeum* L., *Actaea spicata* L., *Adonis vernalis* L., *A. villosa* Ledeb., *Viola incisa* Turcz., *Daphne mezereum* L., *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb., *Sanicula giraldii* H. Wolff, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl., *Fritillaria meleagris* L., *Gagea granulosa* Turcz., *Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker, *Epipactis palustris* (L.) Crantz., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Stipa pennata* L. Сохранение этих видов, несомненно, требует особого внимания.

Особую группу видов, нуждающихся в охране, составляют третичные неморальные реликты, нашедшие убежище в черневых лесах: *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L., *Circaea lutetiana* L., *Epilobium montanum* L., *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb., *Sanicula giraldii* H. Wolff, *Cruciata glabra* subsp. *krylovii* (Iljin) Naumova, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Brunnera sibirica* Stev., *Stachys sylvatica* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill.

К категории видов, также подлежащих охране, относятся виды, имеющие хозяйственное значение и вследствие интенсивного использования сокращающие свой ареал и численность популяций. Наибольшему истреблению подвергаются виды, имеющие лекарственное, декоративное, а также пищевое значение.

В качестве лекарственных видов местным населением наиболее интенсивно используются *Hypericum perforatum* L., *Rosa majalis* Herrm., *Sanguisorba officinalis* L., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.)

Soo, *Conium maculatum* L., *Polemonium caeruleum* L., *Origanum vulgare* L., *Artemisia vulgaris* L., *Inula helenium* L., *Matricaria perforata* Merat, *Solidago virgaurea* L., *Tanacetum vulgare* subsp. *vulgare* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.

Отличными декоративными характеристиками, обусловливающими активный сбор растений, обладают *Anemone sylvestris* L., *Delphinium laxiflorum* DC., *Trollius asiaticus* L., *Dianthus superbus* L., *Primula cortusoides* L., *Viola uniflora* L., *Campanula altaica* Ledeb., *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl., *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Miscz., *Hemerocallis minor* Mill., *Stipa pennata* L.

К наиболее ценным в пищевом отношении относятся следующие виды: *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Ribes atropurpureum* C. A. Mey., *R. nigrum* L., *Fragaria vesca* L., *F. viridis* (Duch.) Weston, *Padus avium* Mill., *Rubus idaeus* L., *R. saxatilis* L., *Sorbus sibirica* Hedl., *Viburnum opulus* L., *Allium nutans* L.

Сорные растения составляют 17.5 % видов флоры. Наибольшее их число содержат семейства *Caryophyllaceae*, *Asteraceae* и *Brassicaceae*. В последнем сорные растения составляют более половины видового состава. Около 45 % сорных растений имеют евразийский, 26 — космополитный, 23 — голарктический и 6 — азиатский тип ареала.

Предлагаемые ниже сведения о флоре представлены в виде списка, составленного по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Номенклатура приведена в соответствие с последней сводкой С. К. Черепанова (1995), за исключением некоторых случаев. Внутри семейств роды и виды расположены по алфавиту. Для каждого семейства указано число родов и видов. Для каждого вида отмечены частота встречаемости и экологическая приуроченность.

В тексте приняты следующие обозначения: об. — обычен, д. об. — довольно обычен, д. ред. — довольно редок, ред. — редок; 1 — луга, 2 — леса, 3 — болота, 4 — берега водоемов, 5 — заросли кустарников, 6 — скалы, каменистые осыпи, 7 — сорное.

*Equisetaceae* (1 : 5). *Equisetum arvense* L. об., 1—7; *E. hyemale* L. об., 2, 4, 5; *E. palustre* L. д. ред., 1, 4, 7; *E. pratense* Ehrh. об., 1, 2, 4—7; *E. sylvaticum* L. об., 1—3, 5, 7.

*Onocleaceae* (1 : 1). *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. д. об., 2, 5, 6.

*Athyriaceae* (1 : 1). *Athyrium filix-femina* (L.) Roth об., 2.

*Woodsiaceae* (1 : 1). *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. ред., 6.

*Dryopteridaceae* (1 : 2). *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs ред., 2; *D. filix-mas* (L.) Schott об., 2.

*Hypolepidaceae* (1 : 1). *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken. об., 1, 2, 6.

*Pinaceae* (3 : 3). *Abies sibirica* Ledeb. об., 2; *Picea obovata* Ledeb. об., 2; *Pinus sylvestris* L. об., 2.

*Aristolochiaceae* (1 : 1). *Asarum europaeum* L. д. об., 2.

*Ranunculaceae* (12 : 25). *Aconitum anthoroideum* DC. д. ред., 1, 5, 6 (Куминова, 1960); *A. barbatum* Pers. ред., 1, 6; *A. septentrionale* Koelle об., 1, 2, 4. 5; *A. volubile* Pall. ex Koelle д. об., 1, 2. 5; *Actaea spicata* L. ред., 2 (Манеев, 1996); *Adonis vernalis* L. ред., 2 (Орлов, 1996); *A. villosa* Ledeb. ред., 1 (Орлов, 1996); *Anemone sylvestris* L. д. об., 1, 2, 5, 6; *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub об., 1, 2, 5; *Caltha palustris* L. об., 1, 3, 4; *Cimicifuga foetida* L. д. ред., 1, 2; *Delphinium elatum* L. об., 1, 2, 4; *D. laxiflorum* DC. д. об., 1, 6; *Pulsatilla patens* (L.) Mill. д. ред., 1, 2, 6; *Ranunculus acris* L. об., 1, 2, 4, 7; *R. borealis* Trautv. д. ред., 2; *R. grandifolius* C. A. Mey. об., 1, 2, 4; *R. monophyllus* Ovcz. об., 1—5; *R. polyanthemos* L. об., 1, 2, 6; *R. propinquus* C. A. Mey. д. ред., 1—4; *R. repens* L. об., 1, 3, 4; *Thalictrum minus* L. об., 1, 2, 4, 5; *T. petaloideum* L. д. ред., 1, 6; *T. simplex* L. д. ред., 1, 2, 6; *Trollius asiaticus* L. об., 1, 2.

*Papaveraceae* (1 : 1). *Chelidonium majus* L. об., 2, 4, 6, 7.

*Fumariaceae* (1 : 1). *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers. д. об., 1. 2, 5.

*Caryophyllaceae* (13 : 22). *Arenaria uralensis* Pall. ex Spreng. д. ред., 4, 6, 7; *Cerastium arvense* L. ред., 1; *C. davuricum* Fisch. ex Spreng. об., 1—5; *C. holosteoides* Fries об., 1—5, 7; *C. pauciflorum* Stev. ex Ser. д. об., 1, 2, 4, 5; *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr. об., 1, 3, 4; *Dianthus superbus* L. об., 1, 2, 6; *D. versicolor* Fisch. ex Link об., 1, 4, 6; *Gypsophila altissima* L. д. об., 1, 6, 7; *Lychnis chalcedonica* L. ред., 2; *Melandrium album* (Mill.) Garcke об., 1, 7; *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl 1, 2, 4, 6; *Oberna behen* (L.) Ikonn. об., 1, 2, 4, 6, 7; *Saponaria officinalis* L. д. ред., 7; *Silene graminifolia* Otth д. ред., 6; *S. nutans* L. об., 1, 2, 4, 6; *S. repens* Patrin д. об., 1, 4; *Spergula sativa* Boenn. ред., 7; *S. vulgaris* Boenn. д. ред., 4, 7; *Stellaria bungeana* Fenzl об. 1, 2, 4, 5, 7; *S. graminea* L. об., 1—7; *S. media* (L.) Vill. д. об., 7.

*Amaranthaceae* (1 : 1). *Amaranthus retroflexus* L. об., 4, 7.

*Chenopodiaceae* (2 : 4). *Atriplex patens* (Litv.) Iljin ред., 1; *Chenopodium acuminatum* Willd. д. ред., 4, 7; *C. album* L. об., 1, 4, 7; *C. glaucum* L. д. об., 1, 3, 4, 7.

*Polygonaceae* (7 : 14). *Aconogonon alpinum* (All.) Schur об., 1, 2, 4, 6; *Bistorta major* S. F. Gray об., 1—4; *B. vivipara* (L.) S. F. Gray ред., 1; *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. д. ред., 7; *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love д. об., 1, 4—7; *Persicaria hydropiper* (L.) Spach об., 1, 3, 4, 7; *P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray об., 1, 4, 7;

*Polygonum arenastrum* Boreau д. об., 1, 4, 7; *P. aviculare* L. д. об., 7; *P. neglectum* Bess. об., 3, 4, 7; *Rumex acetosella* L. об., 1, 6, 7; *R. crispus* L. д. ред., 1, 2, 7; *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. об., 1, 3, 4, 7; *R. thyrsiflorus* Fingerh. д. ред., 1, 4, 6.

*Fagaceae* (1 : 1). *Quercus robur* L. д. ред., 2.

*Betulaceae* (2 : 3). *Betula alba* L. д. об., 2; *B. pendula* Roth об., 2; *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar ред., 4 (Крылов, 1930).

*Hypericaceae* (1 : 3). *Hypericum ascyron* L. д. ред., 1—7; *H. hirsutum* L. об., 1, 2, 4—6; *H. perforatum* L. об., 1, 2, 4—7.

*Pyrolaceae* (1 : 1). *Pyrola minor* L. д. об., 2, 6.

*Primulaceae* (3 : 6). *Androsace lactiflora* Fisch. ex Duby об., 1, 6; *A. maxima* L. д. ред., 1, 6; *A. septentrionalis* L. об., 1, 4, 6, 7; *Lysimachia vulgaris* L. об., 1—5; *Primula cortusoides* L. д. об., 1, 4, 6; *P. macrocalyx* Bunge об., 1, 2.

*Violaceae* (1 : 11). *Viola arvensis* Murr. д. ред., 1, 6, 7; *V. canina* L. об., 1, 2, 4, 5; *V. disjuncta* W. Beck. д. ред., 1, 6; *V. dissecta* Ledeb. д. ред., 1, 6; *V. elatior* Fries об., 1, 2, 6; *V. hirta* L. об., 2, 4, 5; *V. incisa* Turcz. ред., 1; *V. mirabilis* L. ред., 2; *V. selkirkii* Pursh ex Goldie д. ред., 2, 4, 6; *V. tricolor* L. ред., 1, 7; *V. uniflora* L. об., 1, 2.

*Salicaceae* (2 : 8). *Populus tremula* L. об., 2; *Salix alba* L. д. об., 2, 4, 5; *S. bebbiana* Sarq. ред., 2; *S. caprea* L. об., 1—5; *S. cinerea* L. об., 1—5; *S. dasyclados* Wimm. об., 3—4; *S. triandra* L. д. об., 1, 3—5; *S. viminalis* L. об., 1, 3, 4.

*Brassicaceae* (19 : 24). *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. об., 1, 6; *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. ред., 1, 6; *Arabis pendula* L. об., 1—3, 4—7; *A. sagittata* (Bertol.) DC. д. об., 1, 2, 4; *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb. об., 1—4; *B. stricta* Andrz. 1, 3, 4, 7 (Крылов, 1931); *Berteroa incana* (L.) DC. об., 1, 4—7; *Brassica juncea* (L.) Czern. д. об., 7; *Bunias orientalis* L. д. об., 1, 4, 7; *Camelina microcarpa* Andrz. д. об., 1, 7; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. об., 1, 4, 7; *Cardamine macrophylla* Willd. д. ред., 1—4; *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl д. ред., 4, 7; *Draba nemorosa* L. д. об., 1, 6, 7; *Erysimum cheiranthoides* L. об., 1, 5, 7; *E. hieracifolium* L. об., 1, 6, 7; *Hesperis sibirica* L. об., 1, 2, 4, 5; *Lepidium densiflorum* Schrad. об., 1, 7; *Neslia paniculata* (L.) Desv. ред., 1; *Rorippa palustris* (L.) Bess. об., 1, 3, 4, 7; *R. sylvestris* (L.) Bess. д. об., 1—5; *Sisymbrium loeselii* L. д. ред., 1, 4, 6, 7; *S. officinale* (L.) Scop. д. ред., 7; *Turritis glabra* L. об., 1, 2, 4, 6.

*Malvaceae* (2 : 2). *Lavatera thuringiaca* L. об., 1, 4—7; *Malva pusilla* Smith ред., 7.

*Cannabaceae* (2 : 2). *Cannabis sativa* L. об., 7; *Humulus lupulus* L. об., 1—7.

*Urticaceae* (1 : 3). *Urtica cannabina* L. д. ред., 1, 6, 7; *U. dioica* L. об., 2, 4, 5, 7; *U. urens* L. об., 7.

*Euphorbiaceae* (1 : 7). *Euphorbia altaica* C. A. Mey. ред., 6; *E. discolor* Ledeb. ред., 1, 2; *E. lutescens* C. A. Mey. об., 1, 2; *E. microcarpa* Prokh. ред., 2, 4; *E. subcordata* C. A. Mey. д. ред., 1, 2, 6; *E. uralensis* Fisch. ex Link ред., 7; *E. virgata* Waldst. et Kit. об., 1, 2, 7.

*Thymelaeaceae* (1 : 1). *Daphne mezereum* L. ред., 2.

*Crassulaceae* (2 : 4). *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. ред., 6; *Sedum aizoön* L. 1, 2, 4, 5 (Куминова, 1960); *S. hybridum* L. об., 4, 6; *S. telephium* L. об., 3, 5, 6.

*Saxifragaceae* (1 : 1). *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch д. ред., 6.

*Grossulariaceae* (1 : 3). *Ribes atropurpureum* C. A. Mey. д. об., 2; *R. nigrum* L. об., 2, 5, 6; *R. spicatum* Robson д. ред., 2.

*Rosaceae* (17 : 33). *Agrimonia pilosa* Ledeb. об., 1, 2, 4, 5; *Alchemilla vulgaris* L. об., 1, 3, 4, 7; *Amelanchier ovalis* Medik. д. об., 2, 7; *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. 1, 6 (Артемов, Шауло, 1997); *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt д. ред., 1, 2, 5, 6; *Crataegus sanguinea* Pall. об., 1, 2, 4, 5; *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. об., 1—4; *F. vulgaris* Moench об., 1, 6; *Fragaria vesca* L. об., 1, 2, 4; *F. viridis* (Duch.) Weston об., 1, 2, 4; *Geum aleppicum* Jacq. об., 1, 2, 4—6; *G. rivale* L. об., 1, 3, 4; *Malus baccata* (L.) Borkh. д. ред., 2, 5; *Padus avium* Mill. об., 2, 4, 7; *Potentilla anserina* L. об., 1, 2, 4, 7; *P. argentea* L. об., 1, 2, 4, 6, 7; *P. bifurca* L. ред., 1; *P. canescens* Bess. об., 1, 4, 7; *P. chrysantha* Trev. об., 1, 2, 4, 6; *P. flagellaris* Willd. ex Schlecht. об., 1, 4; *P. fragarioides* L. об., 1, 2, 4—7; *P. humifusa* Willd. ex Schlecht. ред., 1; *Rosa acicularis* Lindl. об., 1, 2, 4, 5; *R. majalis* Herrm. об., 1, 4, 5; *R. spinosissima* L. ред., 6; *Rubus caesius* L. об., 1, 2, 5; *R. idaeus* L. об., 2, 4—6, 7; *R. saxatilis* L. об., 2, 4, 5; *Sanguisorba officinalis* L. об., 1, 2, 4—6; *Sorbus sibirica* Hedl. об., 2, 4, 6, 7; *Spiraea chamaedrifolia* L. об., 1, 2, 5, 6; *S. media* Franz Schmidt об., 1, 2, 4—6; *S. trilobata* L. д. об., 6.

*Lythraceae* (1 : 1). *Lythrum salicaria* L. об., 1, 3—5.

*Onagraceae* (4 : 8). *Chamerion angustifolium* (L.) Holub об., 1—7; *Circaea lutetiana* L. д. ред., 1, 4, 5; *Epilobium hirsutum* L. д. об., 3, 4; *E. montanum* L. об., 2—4; *E. palustre* L. ред., 1, 2, 4, 6; *E. roseum* Schreb. об., 1—4; *E. tetragonum* L. ред., 3; *Oenothera biennis* L. об., 1, 2, 4, 7.

*Fabaceae* (11 : 32). *Astragalus danicus* Retz. об., 1, 2, 4, 6; *A. glycyphyllos* L. об., 1, 2, 4, 6; *A. stenoceras* C. A. Meyer ред., 1; *Caragana arborescens* Lam. об., 1, 4, 6; *C. frutex* (L.) C. Koch д. ред., 1, 2, 5, 6; *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. ред., 1, 4, 5; *Lathyrus gmelinii* Fritsch об., 1, 2; *L. humilis* (Ser.) Spreng. об., 1, 2, 6; *L. pisiformis* L. об., 1, 2, 6; *L. pratensis* L. об., 1—4, 7; *L. tuberosus* L. об., 1, 4, 7; *Lotus krylovii* Schischk. et Serg. ред., 4; *Medicago falcata* L. об., 1, 4—7; *M. lupulina* L. об., 1, 4, 6, 7; *M. sativa* L. д. об., 1, 7; *Melilotoides platycarpos* (L.) Sojak д. ред., 1, 2, 4, 5; *Melilotus albus* Medik. об., 1, 4, 7; *M. suaveolens* Ledeb. об., 1, 7; *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. д. об., 1, 4, 6, 7; *Trifolium hybridum* L. об., 1, 2, 4; *T. lupinaster* L. об., 1, 2, 4; *T. pratense* L. об., 1, 7; *T. repens* L. об., 1, 2, 4, 7; *Vicia amoena* Fisch. об., 1, 2, 4—7; *V. cracca* L. об., 1, 4—7; *V. megalotropis* Ledeb. д. об., 1, 2, 6; *V. multicaulis* Ledeb. д. ред., 2, 6; *V. sativa* L. ред., 7; *V. sepium* L. об., 1, 2, 4, 5; *V. sylvatica* L. об., 1, 2; *V. tenuifolia* Roth д. об., 1, 2; *V. unijuga* A. Br. об., 1, 2, 4, 6.

*Aceraceae* (1 : 2). *Acer negundo* L. д. об., 2, 4, 7; *A. tataricum* L. д. ред., 2, 7.

*Oxalidaceae* (1 : 1). *Oxalis acetosella* L. д. об., 2, 6.

*Geraniaceae* (2 : 6). *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. д. об., 7; *Geranium albiflorum* Ledeb. д. ред., 1, 2; *G. pratense* L. об., 1, 2, 4, 5, 7; *G. pseudosibiricum* J. Mayer об., 1, 2, 6; *G. sibiricum* L. об., 1, 2, 4, 5, 7; *G. sylvaticum* L. 1. 2, 5 (Куминова, 1960).

*Balsaminaceae* (1 : 2). *Impatiens glandulifera* Royle д. об., 3, 4, 7; *I. noli-tangere* L. д. ред., 1—4.

*Polygalaceae* (1 : 2). *Polygala hybrida* DC. об., 1, 2, 4, 6; *P. sibirica* L. д. ред., 6.

*Rhamnaceae* (1 : 1). *Frangula alnus* Mill. об., 1, 4, 5.

*Apiaceae* (15 ; 17). *Aegopodium podagraria* L. об., 1, 2, 5; *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch. д. ред., 1, 2, 4; *A. sylvestris* L. об., 1, 2, 4; *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. об., 1, 2, 4, 5, 7; *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soo об., 1, 2; *B. multinerve* DC. ред., 1; *Carum carvi* L. об., 1, 2, 4, 7; *Cicuta virosa* L. д. ред., 3, 4; *Conium maculatum* L. д. ред., 4, 7; *Heracleum dissectum* Ledeb. об., 1, 2, 4, 5; *Kitagawia baicalensis* (Redow. ex Willd.) M. Pimen. д. ред., 1, 6; *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. ред., 2; *Peucedanum morisonii* Bess. ex Spreng. д. об., 1; *Pimpinella saxifraga* L. д. об., 1, 2, 4; *Pleurospermum uralense* Hoffm. об., 1, 2, 4, 5; *Sanicula giraldii* H. Wolff д. ред., 2; *Seseli libanotis* (L.) Koch об., 1, 2, 5.

*Caprifoliaceae* (1 : 2). *Lonicera tatarica* L. д. об., 1, 5, 6; *L. xylosteum* L. 2, 5 (Курбатский, 1996).

*Viburnaceae* (1 : 1). *Viburnum opulus* L. об., 2, 4—7.

*Sambucaceae* (1 : 1). *Sambucus sibirica* Nakai об., 1, 4, 6.

*Adoxaceae* (1 : 1). *Adoxa moschatellina* L. д. об., 1, 6.

*Valerianaceae* (2 : 2). *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult. ред., 6; *Valeriana dubia* Bunge ред., 1, 6.

*Dipsacaceae* (1 : 1). *Scabiosa ochroleuca* L. д. об., 1, 6.

*Rubiaceae* (2 : 10). *Cruciata glabra* subsp *krylovii* (Iljin) Naumova об., 1, 2, 4, 5; *Galium aparine* L. ред., 7; *G. boreale* L. об., 1, 2, 4, 6; *G. densiflorum* Ledeb. об., 1, 5, 6; *G. mollugo* L. об., 1, 4, 5; *G. odoratum* (L.) Scop. ред., 2; *G. ruthenicum* Willd. д. ред., 1, 4, 6; *G. uliginosum* L. об., 1, 3—5; *G. vaillantii* DC. 7 (Крылов, 1939); *G. verum* L. об., 1, 4—6.

*Gentianaceae* (1 : 1). *Gentiana macrophylla* Pall. д. ред., 1.

*Solanaceae* (1 : 1). *Solanum nigrum* L. д. об., 7.

*Convolvulaceae* (2 : 2). *Calystegia subvolubilis* (Ledeb.) G. Don fil. д. ред., 1, 4, 5; *Convolvulus arvensis* L. об., 1, 5, 7.

*Cuscutaceae* (1 : 1). *Cuscuta europaea* L. ред., 1.

*Polemoniaceae* (1 : 1). *Polemonium caeruleum* L. об., 1, 2, 4.

*Boraginaceae* (7 : 11). *Brunnera sibirica* Stev. д. ред., 1, 2; *Echium vulgare* L. об., 1, 6, 7; *Lappula consanguinea* (Fisch. et C. A. Mey.) Guerke д. ред., 1, 4, 6, 7; *Lithospermum officinale* L. д. об., 1, 2, 4, 5; *Myosotis arvensis* (L.) Hill. д. ред., 1, 2; *M. cespitosa* K. F. Schultz д. ред., 3, 4; *M. imitata* Serg. об., 1, 2, 4—6; *M. krylovii* Serg. д. об., 2; *M. scorpioides* L. об., 1—4; *Onosma arenaria* Waldst. et Kit. ред., 1; *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem. об., 2.

*Scrophulariaceae* (7 : 19). *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut. 1, 3, 6, 7 (Куминова, 1960); *E. pectinata* Ten. д. ред., 1, 3, 4; *Linaria vulgaris* L. об., 1, 6, 7; *Pedicularis elata* Willd. 1 (Крылов, 1939); *P. incarnata* L. д. об., 1, 2; *P. resupinata* L. ред., 1, 4, 5; *P. sibirica* Vved. д. об., 1, 6; *Rhinanthus aestivalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg. об., 1, 4; *Scrophularia nodosa* L. об., 2—5; *Verbascum thapsus* L. об., 1, 4—7; *Veronica anagallis-aquatica* L. д. об., 2—4; *V. beccabunga* L. д. об., 3, 4; *V. chamaedrys* L. об., 1, 2, 4, 5; *V. incana* L. д. ред., 1, 6; *V. krylovii* Schischk. об., 1, 2, 4, 6; *V. longifolia* L. об., 1, 2, 4—6; *V. porphyriana* Pavl. д. ред., 1, 6; *V. serpyllifolia* L. об., 1—4; *V. spicata* L. 1, 6 (Куминова, 1960).

*Plantaginaceae* (1 : 4). *Plantago lanceolata* L. об.. 1, 2, 4, 6, 7; *P. major* L. об., 1, 2. 4. 6, 7; *P. media* L. об., 1, 2, 4, 5, 7; *P. urvillei* Opiz об., 1, 6, 7.

*Lamiaceae* (16 : 21). *Amethystea caerulea* L. ред., 1, 7; *Dracocephalum nutans* L. об., 1, 2, 4—7; *D. ruyschiana* L. д. об., 1, 2, 5, 6; *D. thymiflorum* L. ред., 7; *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. д. об., 1, 7; *Galeopsis bifida* Boenn. об., 1, 4. 5, 7; *Glechoma hederacea* L. об., 1—4; *Lamium album* L. об., 1—5, 7; *Leonurus quinquelobatus* Gilib. д. ред., 1, 7; *Lycopus europaeus* L. об., 1, 3—5; *L. exaltatus* L. fil. ред., 1—3; *Nepeta nuda* L. об., 1, 2, 6; *Origanum vulgare* L. об., 1, 2, 4—6; *Phlomis tuberosa* L. об., 1, 2, 6; *Prunella vulgaris* L. об., 1, 2, 4, 5; *Scutellaria galericulata* L. об., 1, 3—5; *Stachys palustris* L. об., 1—4, 7; *S. sylvatica* L. д. ред., 1, 2, 4; *Thymus altaicus* Klok. et Shost. д. об., 4, 6; *T. elegans* Serg. 1, 6 (Сергиевская, 1964); *Ziziphora clinopodioides* Lam. д. ред., 6.

*Campanulaceae* (2 : 6). *Adenophora coronopifolia* Fisch. ред., 1; *A. lilifolia* (L.) A. DC. ред., 2; *Campanula altaica* Ledeb. д. об., 1, 2, 4, 6; *C. bononiensis* L. об., 1, 2, 5, 6; *C. glomerata* L. об., 1, 2, 5, 6; *C. sibirica* L. об., 1, 2, 5.

*Asteraceae* (39 : 65). *Achillea asiatica* Serg. об., 1, 2, 4, 6, 7; *A. millefolium* L. д. об., 1, 2, 7; *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. ред., 6; *Anthemis subtinctoria* Dobrocz. д. ред., 1; *Arctium tomentosum* Mill. об., 1, 4, 7; *Artemisia commutata* Bess. д. об., 1, 6; *A. glauca* Pall. ex Willd. 1, 7 (Куминова, 1960); *A. gmelinii* Web. об., 1, 2, 5, 6; *A. laciniata* Willd. д. об., 1, 4, 6; *A. latifolia* Ledeb. 6 (Куминова, 1960); *A. sericea* Web. д. ред., 1, 6; *A. sieversiana* Willd. об., 1, 5—7; *A. vulgaris* L. об., 1, 2, 4—7; *Aster alpinus* L. ред., 1; *Bidens cernua* L. д. об., 1, 3, 4; *B. tripartita* L. об., 1, 3, 4; *Cacalia hastata* L. об., 1, 2, 4, 5; *Carduus crispus* subsp. *crispus* L. об., 1—4, 7; *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. д. ред., 1; *Centaurea jacea* L. об., 1, 4, 7; *C. scabiosa* L. об., 1; *C. sibirica* L. д. ред., 6; *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb. об., 4, 7; *Cichorium intybus* L. д. об., 7; *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. об., 1—4; *C. serratuloides* (L.) Hill. ред., 1, 2; *C. setosum* (Willd.) Bess. об., 1, 4, 5, 7; *Crepis lyrata* (L.) Froel. об., 1, 2; *C. praemorsa* (L.) Tausch. д. ред., 1; *C. sibirica* L. об., 1, 2, 4, 5; *Erigeron canadensis* L. об., 1, 4, 7; *E. elongatus* Ledeb. д. об., 1, 4; *Galatella angustissima* (Tausch.)

Novopokr. ред., 1, 6; *G. dahurica* DC. 1, 2 (Куминова, 1960); *Gnaphalium sylvaticum* L. об., 1, 4, 6; *Helianthus tuberosus* L. д. ред., 7; *Hieracium umbellatum* L. об., 1—4, 6; *Inula britannica* L. об., 1, 3—5; *I. helenium* L. д. ред., 1, 4; *I. salicina* subsp. *salicina* L. об., 1—5; *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz. ред., 6; *Leucanthemum vulgare* Lam. об., 1, 2, 4, 6; *Ligularia glauca* (L.) O. Hoffm. об., 1, 6; *L. sibirica* subsp. *sibirica* (L.) Cass. 1, 4 (Куминова, 1960); *Matricaria perforata* Merat об., 1, 4, 6, 7; *Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) Toman д. ред., 3, 4; *Pilosella katunensis* Tupitzina д. ред., 1, 6; *P. lydiae* (Schischk. et Steinb.) Tupitzina д. об., 1, 4; *P. novosibirskensis* Tupitzina об., 1, 2, 4, 6; *Ptarmica impatiens* (L.) DC. об., 1, 2, 4; *Senecio erucifolius* subsp. *erucifolius* L. об., 1—5; *S. fluviatilis* Wallr. д. ред., 2—5; *S. jacobaea* L. д. об., 1, 6; *S. nemorensis* L. об., 1—4; *Serratula coronata* subsp. *coronata* L. д. ред., 1, 2; *Solidago virgaurea* L. об., 1, 2, 4, 5; *Sonchus arvensis* L. об., 1, 4, 5, 7; *S. oleraceus* L. д. ред., 7; *Tanacetum vulgare* subsp. *vulgare* L. д. об., 1, 2, 4, 5; *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. об., 1, 2, 4, 7; *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub д. ред., 1, 2, 5; *Tragopogon orientalis* L. д. ред., 1, 7; *Trommsdorfia maculata* (L.) Bernh. об., 1, 6, 7; *Tussilago farfara* L. об., 4, 6, 7; *Xanthium strumarium* L. ред., 7.

*Alismataceae* (1 : 1). *Alisma plantago-aquatica* L. об., 1, 3, 4.

*Melanthiaceae* (1 : 2). *Veratrum lobelianum* Bernh. д. об., 1, 2; *V. nigrum* L. ред., 1, 2.

*Iridaceae* (1 : 1). *Iris ruthenica* Ker-Gawl. s. str. об., 1, 2, 4, 6.

*Liliaceae* (5 : 6). *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl. об., 1, 2; *Fritillaria meleagris* L. 1 (Власова, 1987; Орлов, 1996); *Gagea granulosa* Turcz. ред., 1, 5, 7; *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Miscz. об., 1, 2; *Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil 1 (Власова, 1987); *T. uniflora* (L.) Bess. ex Baker 6 (Артемов, Шауло, 1997).

*Alliaceae* (1 : 3). *Allium nutans* L. д. об., 1, 6; *A. rubens* Schrad. ex Willd. об., 4, 6; *A. strictum* Schrad. 5, 6 (Куминова, 1960).

*Hemerocallidaceae* (1 : 1). *Hemerocallis minor* Mill. д. об., 1, 2, 6.

*Convallariaceae* (2 : 2). *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt д. об., 2, 4, 6; *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce об., 1, 2, 5, 6.

*Trilliaceae* (1 : 1). *Paris quadrifolia* L. д. ред., 2.

*Orchidaceae* (4 : 4). *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo ред., 1—4; *Epipactis palustris* (L.) Crantz ред., 2; *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. ред., 2; *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. 1, 2 (Крылов, 1929).

*Juncaceae* (1 : 2). *Juncus articulatus* L. д. ред., 3, 4; *J. compressus* Jacq. об., 1, 4, 5.

*Cyperaceae* (3 : 17). *Carex brunnescens* (Pers.) Poir. 2, 3 (Крылов, 1929); *C. cespitosa* L. об., 1—4; *C. contigua* Hoppe 1, 2, 4, 5 (Сергиевская, 1961); *C. diandra* Schrank 3, 4 (Крылов, 1929; Малышев, 1990); *C. elongata* L. 1, 3, 4 (Куминова, 1960); *C. humilis* Leyss. ред., 1; *C. macroura* Meinsh. s. str. об., 1, 2, 4—6; *C. macroura* subsp. *kirilovii* (Turcz.) Malysch. ред., 1; *C. muricata* L. об., 1, 2, 4—6; *C. pediformis* C. A. Mey. ред., 1, 2; *C. praecox* Schreb. д. ред., 1, 6; *C. rhynchophysa* C. A. Mey. д. об., 1, 3, 4; *C. supina* Willd. ex Wahlenb. ред., 6; *C. supina* subsp. *korshinskyi* (Kom.) Malyschev ред., 1; *C. vulpina* L. 1—3 (Малышев, 1990); *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. об., 1, 3, 4; *Scirpus sylvaticus* L. об., 1, 3, 4.

*Poaceae* (31 : 54). *Agrostis gigantea* Roth об., 1—5, 7; *A. tenuis* Sibth. об., 1, 6; *Alopecurus aequalis* Sobol. об., 1, 3, 4; *Avena fatua* L. ред., 7; *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. ред., 1, 3, 4; *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. 2 (Куминова, 1960); *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv. 2 (Куминова, 1960); *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub об., 1, 2, 4, 5, 7; *B. sibirica* (Drob.) Peschkova ред., 7; *Bromus mollis* L. ред., 7; *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth об., 1, 2, 5, 6; *C. epigeios* (L.) Roth об., 1, 2, 5; *C. langsdorffii* (Link) Trin. 1, 2, 4 (Куминова, 1960); *C. obtusata* Trin. д. ред., 1, 2; *Cleistogenes kitagawae* Honda ред., 6; *Dactylis glomerata* L. об., 1, 2, 4, 7; *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. об., 1—6; *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. об., 1, 3, 4, 7; *Elymus caninus* (L.) L. ред., 1, 2, 5; *E. excelsus* Turcz. ex Griseb. ред., 1, 4; *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. 1, 2, 4 (Куминова, 1960); *Elytrigia repens* (L.) Nevski об., 1—5, 7; *Festuca gigantea* (L.) Vill. об., 1—5; *F. pratensis* Huds. об., 1—7; *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb. 1 (Куминова, 1960); *F. valesiaca* Gaudin д. ред., 1, 6; *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski 4 (Крылов, 1928); *G. triflora* (Korsh.) Kom. об., 1, 3, 4; *Helictotrichon altaicum* Tzvel. ред., 6; *H. pubescens* (Huds.) Pilg. об., 1, 2, 5, 6; *Hierochloë sibirica* (Tzvel.) Czer. д. ред., 1, 2, 4, 6; *Koeleria cristata* (L.) Pers. д. ред., 1, 6; *K. delavignei* Czern. ex Domin s. str. 1, 2 (Куминова, 1960); *Leersia oryzoides* (L.) Sw. ред., 3, 4; *Melica nutans* L. об., 2, 4, 6; *M. transsilvanica* Schur ред., 6; *Milium effusum* L. д. об., 1, 2; *Panicum miliaceum* subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel. д. об., 7; *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert об., 2—5; *Phleum phleoides* (L.) Karst. об., 1, 6; *P. pratense* L. об., 1, 4, 6, 7; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. об., 1, 4, 6; *Poa angustifolia* L. об., 1, 2, 4—6; *P. annua* L. ред., 2; *P. nemoralis* L. об., 1, 2, 4—6; *P. palustris* L. об., 1—5; *P. pratensis* L. об., 1—7; *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. ред., 1, 6; *P. trivialis* L. д. об., 1—3, 5; *P. urssulensis* Trin. об., 1, 6; *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi ред., 2; *Setaria pumila* (Poir.) Schult. об., 4, 7; *S. viridis* (L.) Beauv. д. об., 7; *Stipa pennata* L. s. str. ред., 1, 6.

*Lemnaceae* (1 : 1). *Lemna minor* L. об., 3.

*Sparganiaceae* (1 : 1). *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. 3 (Тимохина, 1988).

*Typhaceae* (1 : 1). *Typha latifolia* L. об., 1, 3, 4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агроклиматический* справочник по Горно-Алтайской автономной области. Л., 1962. 215 с.

*Артемов И. А., Шауло Д. Н.* Редкие виды Горного Алтая в Гербарии Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (дополнение к Красной книге Республики Алтай) // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1997. Т. 3. Вып. 2. С. 20—53.

*Власова Н. В.* Роды *Fritillaria* — Рябчик, *Tulipa* — Тюльпан // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 99—103.

*Ковалев Р. В., Хмелев В. А., Волковинцер В. И.* Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск, 1973. 352 с.

*Красная* книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. 130 с.

*Кривоносов Б. М., Ревякин В. С.* Климат // Горный Алтай. Томск, 1971. С. 74—95.

*Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск, 1929—1931, 1939. Вып. 2—4, 6, 10.

*Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

*Курбатский В. И.* Род *Lonicera* — Жимолость // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 128—133.

*Малышев Л. И.* Род *Carex* — Осока // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 3. С. 35—70.

*Манеев А. Г.* Воронец колосистый (*Actaea spicata* L.) // Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. 58 с.

*Орлов В. П.* Рябчик шахматный (*Fritillaria meleagris* L.), Стародубка (горицвет) весенняя (*Adonis vernalis* L.), С. пушистая (*A. villosa* Ledeb.) // Там же. С. 50, 60—61.

*Сергиевская Л. П.* Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12 (доп.). Ч. 1. С. 3071—3255; 1964. Т. 12 (доп.). Ч. 2. С. 3255—3550.

*Студеникина Е. Ю.* К флоре г. Горно-Алтайска и его окрестностей // Деп. в ВИНИТИ 15.12.96. № 3644. В 96. 26 с.

*Студеникина Е. Ю.* Высшие сосудистые растения флоры Бие-Катунского междуречья в пределах предгорий и низкогорий Алтая. Барнаул, 1999. 121 с.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Тимохина С. А.* Род *Sparganium* — Ежеголовник // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 88—92.

*Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The synopsis of the flora of Gorno-Altaisk town and its environs is presented. The flora numbers 515 species of higher vascular plants belonging to 285 genera and 75 families. Analysis of the flora is given.

---

УДК 502.75 : 58.006 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© **В. Ю. Нешатаев,[1] В. Ю. Нешатаева[2]**

# СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

V. Yu. NESHATAYEV, V. Yu. NESHATAYEVA. THE SYNTAXONOMICAL DIVERSITY OF PINE FORESTS OF THE LAPLAND RESERVE

[1] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.01.2000

Сообщества сосны в Лапландском государственном заповеднике подразделены на 6 ассоциаций. Наиболее часто встречаются сосняки лишайниковые (Pinetum cladinosum), приуроченные к песчаным почвам. Сосняки лишайниковые скальные (Pinetum cladinosum saxatilis) встречаются на скальных выходах, сосняки чернично-вороничные (Pinetum empetroso-myrtillosum) характеризуются преобладанием в напоч-

венном покрове кустарничков и мхов-мезофитов. Сосняки сфагновые (Pinetum sphagnosum) приурочены к местообитаниям с обильным увлажнением и выраженным торфяным горизонтом. Выделены 2 ассоциации переходного характера: сосняки зеленомошно-лишайниковые (Pinetum hylocomioso-cladinosum) на хорошо дренированных песчаных почвах и сосняки долгомошные (Pinetum fruticuloso-polytrichosum) на недостаточно дренированных местообитаниях. Установлено, что под влиянием промышленного атмосферного загрязнения из состава сообществ сосновых лесов, встречающихся к востоку от Чуна-тундры, выпадают зеленые мхи *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

Ключевые слова: сосновые леса, классификация, Лапландский заповедник.

В настоящее время сосновые леса занимают на территории Мурманской обл. площадь 19.135 кв. км, что составляет 41 % общей лесопокрытой площади региона (Цветков, Чертовской, 1979). Классификации сосновых лесов Северной Фенноскандии посвящен целый ряд работ (Regel, 1927, 1935, 1937, 1938; Цинзерлинг, 1932; Некрасова, 1935; Цветков, Чертовской, 1979; Kielland-Lund, 1981; Самбук, Журбенко, 1986; Нешатаева, 1990; Neshatayev, Neshatayeva, 1993b, 1995; Ярмишко, 1997 и др.).

В 1986—1989 гг. экспедициями Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН проведено геоботаническое обследование территории Лапландского государственного заповедника (ЛГЗ). На основе полученных полевых материалов проанализированы корреляции между типами леса, рельефом и давностью пожаров на территории заповедника (Нешатаев, 1989б; Neshatayev, 1990, 1991), установлено, что под влиянием лесных пожаров доля сосновых лесов в растительном покрове заповедника увеличилась, а также показано, что под влиянием атмосферного загрязнения моховой покров из зеленых мхов *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* исчез из состава березовых лесов, расположенных к востоку от Чуна-тундры на территории заповедника (Neshatayev, Neshatayeva, 1993a).

В задачи настоящего исследования входили классификация, ординация и геоботаническая характеристика основных синтаксонов сосновых лесов Лапландского государственного заповедника.

## Природные условия района исследований

Район исследования представляет собой холмистую равнину, пересеченную горными хребтами, расположенную между 67° 39′ и 68° 05′ с. ш. и между 31° 44′ и 32° 44′ в. д. Высота над ур. м. составляет от 130 до 1114 м. Равнинная часть территории образована преимущественно песчаными ледниковыми отложениями, часто с большим количеством камней. Также широко распространены песчаные аллювиальные и флювиогляциальные отложения. Нередко встречаются выходы гранитов и гнейсов. Климат в заповеднике умеренно-континентальный. Средняя продолжительность безморозного периода — 168 дней в году, среднегодовая сумма осадков составляет около 500—700 мм (Атлас..., 1971).

Верхняя граница лесного пояса проходит на высотах около 400 м на ур. м. Сосновые леса занимают площадь 27 268 га (16.9 %).

## Методы полевых исследований

Геоботанические описания выполняли на пробных площадях, заложенных регулярно через каждые 200 м вдоль опорного профиля протяженностью 27 км. Профиль пересекал территорию заповедника с востока на запад вдоль просеки, проходящей на расстоянии 8.5 км к северу от устья р. Чуны. В работе использовано 135 описаний пробных площадей, выполненных на опорном профиле, 15 описаний пробных площадей, расположенных случайным образом в сосняках к востоку от Чуна-тундры, и 35 описаний, выполненных на ключевом участке между реками Чуна и Нявка. На пробных площадях размерами 0.25 га (50 × 50 м) определяли высоту, диаметр и возраст 5 деревьев преобладающей древесной породы, отмечали сомкнутость каждого яруса, флористический состав подчиненных ярусов и проективное покрытие каждого вида. Давность последнего пожара для каждой пробной площади устанавливали с помощью архивных материалов заповедника либо методом подсчета годичных колец кернов, взятых возле огневых повреждений на стволах. В древостоях, образовавшихся

ТАБЛИЦА 1

Характеристики местообитаний сосновых лесов

| Ассоциации | Координаты на осях ординации (по Раменскому) | | | | | Запас элементов в органических горизонтах почвы, кг/м$^2$ | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *W* | SD | *T* | SD | *n* | N | SD | Ca + Mg | SD | *n* |
| CS | 64.0 | 2.0 | 2.0 | 0.2 | 10 | 0.48 | 0.95 | 0.13 | 0.27 | 3 |
| CL | 63.1 | 1.8 | 2.1 | 0.2 | 20 | 1.47 | 0.74 | 0.62 | 0.31 | 12 |
| HC | 65.6 | 3.0 | 2.4 | 0.2 | 20 | 2.40 | 0.89 | 0.70 | 0.26 | 3 |
| EM | 68.6 | 2.2 | 3.1 | 0.6 | 12 | 2.56 | 0.77 | 0.82 | 0.24 | 8 |
| PL | 75.8 | 1.5 | 3.1 | 0.2 | 10 | 4.36 | 0.94 | 1.06 | 0.23 | 5 |
| SA | 79.0 | 1.6 | 3.0 | 0.3 | 10 | 10.05 | 1.33 | 2.01 | 0.26 | 5 |

Примечание. *W* — индекс увлажнения, *T* — индекс почвенного богатства, N — азот, Ca + Mg — кальций и магний, SD — стандартное отклонение, *n* — количество определений. Ассоциации (здесь и табл. 2): SA — Pinetum sphagnosum, PL — Pinetum fruticulosum, EM — Pinetum empetroso-myrtillosum, HC — Pinetum hylocomioso-cladinosum, CL — Pinetum cladinosum, CS — P. cladinosum saxatilis.

после пожаров, сопровождавшихся гибелью древостоя, для определения давности последнего пожара использовали возраст самого старшего поколения, на котором отсутствуют огневые повреждения. Мощность подстилки почвенных горизонтов измеряли на каждой пробной площади посредством 10 почвенных прикопок глубиной 0.5 м и 1 почвенного разреза глубиной 1.5 м.

## Методы классификации и ординации

Классификацию сообществ сосновых лесов ЛГЗ проводили с помощью компьютерной обработки описаний с использованием программы ECOSERVICE PHYTOCENARIUM, разработанной в научно-производственном центре «Эко-Сервис» при С.-Петербургском общ-ве естествоиспытателей В. Ю. Нешатаевым, В. Ю. Буряковым и В. В. Федяковым (Нешатаев, 1997). Программа содержит базы данных геоботанических описаний, флористических списков, древесного яруса и почвенных характеристик пробных площадей. С помощью программы проводили ординацию видов и описаний методом взаимного усреднения (reciprocal averaging), предложенным M. Hill (1973).

После дополнительной табличной сортировки были получены группы описаний — фитоценоны. Их синтаксономический ранг определяли в соответствии с принципами эколого-фитоценотического направления русской геоботанической школы. Описания были ординированы по методу Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) по осям почвенного богатства и увлажнения (табл. 1). В синоптической фитоценологической таблице (табл. 2) показаны среднее покрытие и константность видов каждого синтаксона. Проективное покрытие менее чем 0.05 % обозначено как «R», а значения проективного покрытия от 0.06 до 0.5 % показаны как «+». Использована обычная шкала константности с равными интервалами по 20 %.

Латинские названия видов сосудистых растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981), мхов — по А. Л. Абрамовой и др. (1961), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1978). Названия синтаксонов даны в соответствии с правилами, принятыми в русской геоботанической школе (Нешатаев, 1989а).

ТАБЛИЦА 2

Константность и среднее проективное покрытие (%) в изученных ассоциациях

| Ярусы и виды | Ассоциации | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SA | PL | EM | HC | CL | CS | CA |
| | количество описаний | | | | | | |
| | 10 | 10 | 12 | 10 | 20 | 10 | 10 |
| **Древесный ярус** | **V 30** | **V 45** | **V 58** | **V 48** | **V 38** | **V 30** | **V 40** |
| *Pinus sylvestris** | V 10 | V 60 | V 64 | V 20 | V 25 | V 10 | V 50 |
| *P. sylvestris*** | V 3 | V 10 | V 16 | V 70 | V | V | V 40 |
| *Picea obovata** | IV 1 | III 10 | IV 10 | III 4 | II 2 | II + | I + |
| *P. obovata*** | V + | IV 1 | V + | III + | III + | II + | III + |
| *Betula pubescens** | II R | V 11 | V 9 | V 42 | V + | V + | V + |
| *B. pubescens*** | III + | IV + | V 5 | V 14 | V + | V + | V + |
| *Populus tremula*** | | | I R | II R | II R | II R | |
| **Кустарниковый ярус** | **I +** | **III +** | **IV +** | **II +** | **III +** | **III +** | **III +** |
| *Juniperus communis* | I + | III + | III + | I + | II + | I + | I + |
| *Sorbus aucuparia* | | | II + | | I + | I + | |
| *Salix phylicifolia* | I R | | II + | | | | III + |
| *S. caprea* | | | II + | II + | III + | III + | I + |
| *S. starkeana* | | | I + | I + | I + | | |
| **Травяно-кустарничковый ярус** | **V 36** | **V 52** | **V 47** | **V 42** | **V 24** | **V 23** | **V 37** |
| **Дифференцирующие виды SA и PL** | | | | | | | |
| *Oxycoccus palustris* | III 1 | | | | | | |
| *Carex vaginata* | II + | | | | | | |
| *Eriophorum vaginatum* | III 3 | | | | | | |
| *Andromeda polifolia* | III 1 | | | | | | |
| *Rubus chamaemorus* | III 5 | I + | | | | | |
| *Carex globularis* | V 1 | IV 1 | | | | | |
| *Betula nana* | V 8 | IV 6 | | | | | |
| **Дифференцирующие виды EM** | | | | | | | |
| *Linnaea borealis* | | | II + | I + | | | |
| *Solidago virgaurea* | | | IV 1 | I + | I + | I + | V + |
| **Дифференцирующие виды CL** | | | | | | | |
| *Arctostaphylos uva-ursi* | | | II + | IV 1 | V 1 | I + | IV 1 |
| *Diphasiastrum complanatum* | | | I + | III + | II + | | I + |
| *Carex ericetorum* | | | | | I + | | |
| **Прочие виды** | | | | | | | |
| *Chamerion angustifolium* | | I R | IV + | II + | II + | V + | V + |
| *Calluna vulgaris* | V 31 | II 2 | II 1 | V 6 | V 9 | III + | V 17 |
| *Vaccinium vitis-idaea* | V 1 | V 1 | V 4 | V 8 | V 2 | V + | V 5 |
| *V. myrtillus* | V 1 | V 15 | V 19 | V 3 | V 4 | V 1 | V 5 |
| *V. uliginosum* | V 6 | V 15 | IV 7 | IV + | III + | III + | II 3 |
| *Empetrum hermaphroditum* | V 15 | V 8 | V 12 | V 9 | V 7 | V 2 | V 4 |
| *Melampyrum pratense* | V + | V + | IV + | I + | I + | I + | II + |
| *Lerchenfeldia flexuosa* | III + | V 2 | V 2 | IV + | IV + | V + | II 1 |
| *Lycopodium annotinum* | I | II+ I | II + | | I + | | II + |

| Ярусы и виды | Ассоциации | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SA | PL | EM | HC | CL | CS | CA |
| | количество описаний | | | | | | |
| | 10 | 10 | 12 | 10 | 20 | 10 | 10 |
| *Ledum palustre* | V 4 | V 6 I | II + | | | I + | |
| *Orthilia secunda* | | II + | I R | I + | | | |
| *Hieracium alpinum* | | | I + | | | | |
| *Luzula pilosa* | | II + | II + | | | | II + |
| **Мохово-лишайниковый ярус** | **V 89** | **V 64** | **V 69** | **V 80** | **V 69** | **V 81** | **V 32** |
| **Дифференцирующие виды SA** | | | | | | | |
| *Sphagnum fuscum* | V 12 | | | | | | |
| *S. angustifolium* | V 30 | | | | | | |
| *S. nemoreum* | V 2 | IV 2 | | | | | |
| **Дифференцирующие виды EM** | | | | | | | |
| *Pleurozium schreberi* | V 40 | V 35 | V 49 | V 15 | V 11 | I + | IV 5 |
| *Hylocomium splendens* | | II 7 | II + | | | | |
| *Peltigera aphtosa* | | | I + | | | | I + |
| *Nephroma arcticum* | III 1 | IV + | III + | II + | I + | | II + |
| **Дифференцирующие виды CL** | | | | | | | |
| *Cladina stellaris* | III + | II + | IV 1 | V 24 | V 13 | V 13 | IV 5 |
| *C. mitis* | III + | II + | V 2 | V 17 | V 37 | V 31 | V 10 |
| *C. rangiferina* | III + | V + | V 4 | V 8 | V 16 | V 13 | V 7 |
| *Cladonia coccifera* | | | I + | III 1 | III + | | |
| *C. deformis* | I + | II + | IV + | IV + | V + | II + | IV + |
| *C. cornuta* | | | I + | I + | III + | IV + | III + |
| *C. amaurocraea* | | | I + | II + | III + | IV + | III + |
| *C. uncialis* | | I | II + | IV 6 | V 6 | V 6 | II + |
| *C. gracilis* | | I | II + | II + | III + | V + | III + |
| *Cetraria nivalis* | | | I + | I + | I + | V 1 | |
| *Stereocaulon alpinum* | | I | II + | IV + | V 6 | V 6 | II + |
| *S. paschale* | | I | II + | II + | III + | V + | III + |
| **Дифференцирующие виды CS** | | | | | | | |
| *Cladonia cariosa* | | | | | I + | V + | |
| *Rhacomitrium microcarpum* | | | | | | V 2 | |
| *Parmelia centrifuga* | | | | | | V 3 | |
| *Cornicularia odontella* | | | | | | V 4 | |
| *Stereocaulon grande* | | | I + | | I + | V 5 | |
| **Прочие виды** | | | | | | | |
| *Polytrichum commune* | III 5 | V 14 | II + | IV 2 | | | |
| *P. juniperinum* | III + | IV 4 | III 1 | V 1 | V + | IV + | IV 3 |
| *Pohlia nutans* | I + | I R | I + | | | | |
| *Barbilophozia lycopodioides* | III 1 | II + | II 1 | II 1 | I + | I + | II + |
| *Dicranum congestum* | V + | IV 4 | V 8 | IV 2 | V 1 | V 2 | V 3 |
| *D. scoparium* | | | II 1 | II + | II + | I + | I + |
| *D. bergerii* | V 3 | | | | | | |
| *D. affine* | | | II 5 | I + | I + | I + | |
| *Polytrichum piliferum* | | | | III 1 | V + | V + | I + |

Примечание. * — верхний полог, ** — подрост. CA — Pinetum hylocomioso-cladinosum subass. callunosum.

## Результаты и обсуждение

В результате табличной сортировки были выделены следующие группы сообществ сосновых лесов: 1) лишайниковые сосняки; 2) кустарничково-зеленомошно-лишайниковые сосняки; 3) вересковые (с *Calluna vulgaris*) сосняки; 4) чернично-вороничные сосняки с преобладанием в напочвенном покрове *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum* и мхов-мезофитов; 5) кустарничковые сосняки с участием сфагнов и мхов-мезофитов; 6) сфагновые сосняки.

Группа лишайниковых сосняков была подразделена на 2 ассоциации (Pinetum cladinosum Arhipov 1932 — CL, Pinetum cladinosum saxatilis Rutkovski 1933 — CS), различающиеся по проективному покрытию эпилитных лишайников и мхов, а также по условиям местообитания. Сообщества асс. Pinetum cladinosum встречаются на песчаных почвах, сообщества асс. Pinetum cladinosum saxatilis приурочены к скальным выходам гранитов и гнейсов с примитивными почвами.

Асс. Pinetum cladinosum (синонимы: Cladina-Typ Cajander 1921, Pineto-vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum Br.-Bl. et al 39; Pinetum cladinosum boreale Sambuk 1932; Cladonio-Pinetum boreale (Caj. 21) K.-Lund 67, Cladina-Typ Kalela 1970) широко распространена по всему Кольскому п-ову (Цветков, Чертовской, 1979). Она весьма обычна для территории заповедника и окр. г. Мончегорска (Некрасова, 1935).

Не обнаружено существенных различий во флористическом составе и структуре сообществ лишайниковых сосняков, подверженных слабому атмосферному загрязнению территорий Лапландского заповедника и условно чистого района долины р. Поной (Neshatayev, Neshatayeva, 1993b).

Сообщества сосновых лесов с равным участием в напочвенном покрове кустарничков, зеленых мхов и лишайников объединены в асс. Pinetum hylocomioso-cladinosum Rutkovski 1933 (HC). Вересковые сосняки с зеленомошно-лишайниковым покровом мы рассматриваем как субассоциацию в составе этой ассоциации: Pinetum hylocomioso-cladinosum subass. callunosum (CA).

Зеленомошно-лишайниковые сосняки, описанные в долине р. Поной (Neshatayev, Neshatayeva, 1993b), существенно не отличаются от таковых на территории заповедника.

Сосняки с преобладанием в напочвенном покрове видов рода *Vaccinium*, *Empetrum hermaphroditum* и мхов-мезофитов вошли в асс. Pinetum empetroso-myrtillosum Zinzerling 1932 — EM (синонимы: Pinetum vacciniosum Uskov 1930; Empetro-Pinetum fennoscandicum Matuszkiewicz 62). Чернично-вороничные сосняки обычны для всех районов Кольского п-ова (Regel, 1927, 1935; Цинзерлинг, 1932, 1935; Некрасова, 1935; Цветков, Чертовской, 1979; Нешатаева, 1990; Neshatayev, 1991; Neshatayev, Neshatayeva, 1993b).

Сообщества сосняков с участием в напочвенном покрове кустарничков, сфагнов и мхов-мезофитов включены в асс. Pinetum fruticulosum Sambuk 1932 (PL), являющуюся переходной между чернично-вороничными и сфагновыми сосняками. Эта ассоциация входит в группу ассоциаций Pineta polytrichosa.

Сфагновые сосняки отнесены к асс. Pinetum sphagnosum angustifolii Kaks 1913 — SA (синонимы: Vaccinio uliginosii-Pinetum Kleist 29 s. l.; Oxycocco quadripetali-Pinetum sylvestris K.-Lund 81). Сообщества этой ассоциации широко распространены на территории заповедника. Ассоциация объединяет сосновые древостои с преобладанием в напочвенном покрове сфагновых мхов, приуроченные к олиготрофным торфянистым почвам, широко распространенные на всей территории бореальной зоны. Сообщества асс. Pinetum sphagnosum angustifolii отличаются от других сфагновых сосняков доминированием в моховом ярусе олиготрофных сфагнов (*Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*) и кустарничков (*Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*).

Результаты ординации сосновых лесов в осях богатства и увлажнения почв показаны в табл. 1.

Сосновые леса широко распространены на изученной территории. Во всех сосняках, приуроченных к хорошо дренированным песчаным почвам, обнаружены

следы пожара. Встречены различные стадии послепожарных сукцессий, описанных Н. М. Пушкиной (1960). Для лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых сосняков установлены стадии: *Polytrichum juniperinum-P. piliferum*; бокальчатых и шиловидных кладоний (*Cladonia gracilis*, *C. deformis*, *C. cornuta*, *C. amaurocraea*); *Calluna vulgaris-Cladina mitis-C. rangiferina*; *Cladina stellaris*. В чернично-вороничных сосняках встречены стадии *Vaccinium myrtillus-Polytrichum*; *Dicranum* и *Pleurozium shreberii*. Особенности восстановления лишайникового покрова на гарях Лапландского заповедника описаны В. В. Горшковым (1993).

Сосновые леса на участках, пройденных пожарами в период с 1895 по 1988 г., занимают в заповеднике площадь 14 067 га, что составляет 51.8 % от общей площади сосновых лесов территории, заповедной с 1936 г. (Neshatayev, 1991).

Особенностью чернично-вороничных сосняков, к востоку от Чуна-тундры, явилось отсутствие в составе сообществ ряда видов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Peltigera aphtosa*, *Nephroma arcticum*), ранее отмечавшихся здесь Некрасовой (1935). Со времени последнего пожара на этой территории прошло более 100 лет. По-видимому, эти виды исчезли под воздействием промышленного атмосферного загрязнения. В пределах данной ассоциации мы выделяем особый бедномоховой вариант — var. olygobryosum.

Таким образом, типологическое разнообразие сосновых лесов на территории заповедника сходно с разнообразием сосняков, отмеченных в восточной части Кольского п-ова (Neshatayev, Neshatayeva, 1993b). Большинство синтаксонов, выявленных в долине р. Поной, описаны также на территории заповедника и в других районах западной и центральной частей Кольского п-ова. Полученные результаты могут быть использованы для сравнения лесных экосистем, подверженных влиянию воздушного загрязнения в районе г. Мончегорска с эталонными ненарушенными сообществами фоновых районов.

## Благодарности

Авторы глубоко признательны А. А. Добрышу, определившему гербарные сборы лишайников, а также И. А. Баланенко, А. А. Дегтяреву, С. П. Дегтяревой, А. В. Фридману, Б. Б. Коваленко, И. В. Комлевой, Т. В. Митруховой, В. В. Яцкевичу и Е. П. Яцкевич, принимавшим участие в полевых исследованиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49617) и Глобального экологического фонда.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамова Л. А., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

*Атлас* Мурманской области / Под ред. В. Д. Милосердова. М., 1971. 33 с.

*Горшков В. В.* Характеристика восстановления лесных экосистем после пожаров // Докл. АН. 1993. Т. 333. № 6. С. 811—813.

*Некрасова Т. П.* Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1935. Т. 64. Вып. 2. С. 239—272.

*Нешатаев В. Ю.* Проект Всесоюзного Кодекса фитоценологической номенклатуры. Л., 1989а. 22 с.

*Нешатаев В. Ю.* Прогноз пирогенной динамики лесных сообществ Кольского полуострова на примере Лапландского заповедника (Марковский подход) // Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского п-ова. Тез. докл. совещ. Апатиты, 1989б. С. 102—103.

*Нешатаев В. Ю.* Метод упорядочивания фитоценотических таблиц в информационно-статистической системе Ecophyto (Ecoservive phytocoenarium) // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. СПб., 1997. С. 73—75.

*Нешатаева В. Ю.* Растительность // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского п-ова. Л., 1990. С. 12—15.

*Определитель* лишайников СССР. Т. 5. Л., 1978. 305 с.

*Пушкина Н. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—125.

*Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

*Самбук С. Г., Журбенко М. П.* Классификация сосновых лесов бассейна реки Ливы (юго-запад Кольского полуострова) // Тр. I Молодежной конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 2. С. 155—157. Деп. в ВИНИТИ 25.09.86, № 6847а-В-86.

*Цветков В. Ф., Чертовской В. Г.* Классификационные типологические схемы лесов и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск, 1979. 36 с.

*Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

*Цинзерлинг Ю. Д.* Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л., 1935. 162 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения флоры СССР. Л., 1981. 510 с.

*Ярмишко В. Т.* Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб.: БИН РАН, 1997. 210 с.

*Hill M. O.* Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination // Journ. of Ecology. 1973. 61 (1). P. 237—249.

*Kielland-Lund J.* Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1-2. P. 53—250.

*Neshatayev V. Yu.* The dynamics of forest communities under the influence of fires at the Kola peninsula (Markovian approach) / Hogetsu K. (ed.) Abstr. symp. 5th Int. Congr. of Ecology. Yokohama, 23—30 August 1990. Yokohama, 1990. 405 p.

*Neshatayev V. Yu.* Vegetation mapping and forest succession after fires in the Lapland State Reserve in the Kola Peninsula. Phytocoenosis. 1991. Vol. 3 (N. S.). P. 361—364.

*Neshatayev V. Yu., Neshatayeva V. Yu.* Birch forests of the Lapland State Reserve // Aerial pollution in Kola Peninsula: Proc. Int. Workshop, St. Petersburg, April, 14—16, 1992. Apatity, 1993a. P. 328—338.

*Neshatayev V. Yu., Neshatayeva V. Yu.* Forest vegetation of Ponoi river valley (the unpolluted area) // Aerial pollution in Kola Peninsula: Proc. of the Int. Workshop, St. Petersburg, April, 14—16, 1992. Apatity, 1993b. P. 346—360.

*Neshatayeva V. Yu., Neshatayev V. Yu.* The diversity of pine forests in the Lapland State Reserve, the Kola Peninsula // Sippola A.-L., Alauraudanjoki P., Forbes B., Hallikainen V. eds Northern Wilderness Areas: Ecology, Sustainability, Values. Int. Conf. on Northern Wilderness Areas, December 7—9, 1994, Arctic Centre, Univer. of Lapland, Rovaniemi, Finland. Rovaniemi: Arctic Centre, University of Lapland, 1995. P. 386—396.

*Regel K.* Die Pflanzenedecke der Halbinshel Kola. II. Lapponia Ponoensis und Lapponia Imandrae. Atspausdinta is Lietuvos Universiteto Matematikos-Gamtos Faculteto Darbu. 4. Kaunas, 1927. P. 164—3450.

*Regel K.* Die Vegetationsverhaltnisse der Halbinshel Kola // Repertorium specierum novarum regni vegetalis. Berlin, 1935. 82 (1). P. 5—160; 1937. 82 (2). P. 161—320; 1938. 82 (3). P. 321—384.

## SUMMARY

Plant communities of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) of the Lapland State Nature Reserve were subdivided into 6 associations. The main pine forest associations distinguished are as follows: Pinetum cladinosum — lichen-rich pine forests on sandy soils; Pinetum cladinosum saxatilis — lichen-rich pine stands on rocks; Pinetum empetroso-*myrtillosum* — pine communities with dwarf shrubs and mesophytic mosses; Pinetum sphagnosum — sphagnum-rich pine stands on wet soils with peat horizon. Two intermediate types are distinguished: Pinetum hylocomioso-cladinosum (on dry sandy soils) and Pinetum fruticulosum (on wet soils). The diversity of pine forest vegetation of the Lapland Nature Reserve is similar to that of the eastern part of the Kola Peninsula.

---

УДК 581.526.425 (470.13) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© С. В. Дегтева

# СЕРООЛЬШАНИКИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

S. V. DEGTEVA. GRAY ALDER STANDS OF THE KOMI REPUBLIC

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук
Сыктывкар
Поступила 13.11.2000

Дана классификация 100 геоботанических описаний сероольшаников из 10 административных районов Республики Коми. С учетом роли доминантов и видов различных эколого-ценотических групп в травяном покрове выделены 10 ассоциаций, дана их характеристика. Асс. Alnus incana—Heracleum sosnowskyi впервые описана для европейского Севера России.
Ключевые слова: Республика Коми, сероольшаники, классификация.

В процессе антропогенной смены коренных типов леса вторичными наряду с березняками и осинниками увеличивается роль сероольшаников (Уткин и др., 1980; Василевич, 1998). Лесные сообщества, сформированные ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench), занимают существенное место в растительном покрове северо-запада (Ленинградская, Псковская, Новгородская области, Республики Карелия) и центра (Ярославская, Тверская области) европейской России. Сероольховые леса этих регионов изучены достаточно детально (Юркевич и др., 1963; Ниценко, 1972; Василевич, 1985, 1998; Дегтева, Ипатов, 1987). По мере продвижения к горам Урала роль сероольховых насаждений снижается. По данным Комитета лесов, в Республике Коми общая площадь, занимаемая сероольшаниками, немногим превышает 1000 га. Возможно, поэтому они до настоящего времени оставались практически не изученными, геоботаническая характеристика сероольшаников Республики Коми и сведения об их флористическом составе в литературе отсутствовали (Состояние..., 1997). В фитоценарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН хранится лишь около 10 описаний насаждений серой ольхи, выполненных И. С. Хантимером при геоботаническом обследовании кормовых угодий в бассейне р. Луза. Начиная с 1995 г. в процессе планомерной инвентаризации лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми (Дегтева, 1996) проводилось исследование сообществ, в которых эдификатором выступает *Alnus incana*.

## Материал и методика

Для анализа использованы 100 геоботанических описаний, выполненных в 10 административных районах Республики Коми. При сборе материала применены методики, являющиеся общепринятыми в геоботанике и лесной типологии (Анучин, 1952; Сукачев и др., 1957; Полевая геоботаника, 1964; Нешатаев, 1987). На основании собранного материала с использованием программы Microsoft Excel 7.0 составлена электронная база данных, включающая сводную таблицу геоботанических описаний для формации сероольховых лесов, а также список встречающихся в них видов сосудистых растений.

При классификации массива геоботанических описаний ассоциации выделяли на основании критерия участия в сложении нижних ярусов сообществ наиболее обильных видов (доминантов) и эколого-ценотических групп сопряженных видов. Использование метода определения межвидовых сопряженностей позволяет полнее анализировать видовой состав сообществ и выявлять группы видов, отражающие особенности местообитаний (Нешатаев, Шапошников, 1976; Галанин и др., 1986; Нешатаев, 1987). Для анализа сопряженного распределения видов в сообществах на первом этапе

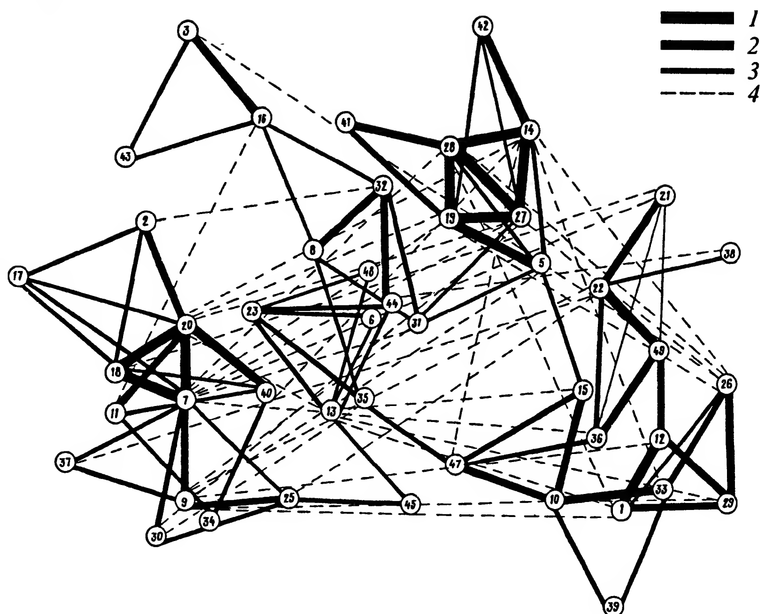



**Схема корреляционных связей видов травяного покрова сероольшаников при уровне значимости $P = 0.05$ и выше, выраженная через величину $K = (1 - r)^2$.**

Цифры в кругах — номера видов по матрице (табл. 1). Линии связи *1—3* — положительные, *4* — отрицательные. *1* — значения коэффициента корреляции $r > 0.4$; *2* — $r = 0.31$—$0.4$; *3* — $r = 0.2$—$0.3$.

рассчитывали частоты встречаемости всех видов в массиве описаний. Эти частоты приблизительно равны вероятности встреч этих видов

$$P(A) = ma/N,$$

где $P(A)$ — вероятность встречи вида $A$, $ma$ — число описаний, в которых встречается вид $A$; $N$ — объем выборки (общее число заложенных описаний).

Далее для видов, частота встречаемости которых находилась в интервале от 20 до 70 %, рассчитывали значения индекса сопряженности Галанина (Галанин и др., 1986; Нешатаев, 1987), равные

$$r = 4(P(AIB) - P(A) \cdot P(B)),$$

где $P(AIB)$ — вероятность совместной встречи в описаниях видов $A$ и $B$, $P(A)$ — вероятность встречи в описании вида $A$, $P(B)$ — вероятность встречи в описании вида $B$.

Достоверность значений индекса сопряженности оценивали при помощи t-критерия Стьюдента (уровень значимости $P = 0.05$). Коэффициенты межвидовой сопряженности были расположены в виде корреляционной матрицы с учетом изменения их величины и знака (табл. 1). При этом недостоверные значения индекса сопряженности обнуляли. На основании матрицы методом максимального корреляционного пути (Нешатаев, Шапошников, 1976; Шмидт, 1984; Нешатаев, 1987) был построен граф, состоящий из плеяд взаимосопряженных видов (см. рисунок). Для того чтобы отобразить на плоскости в масштабе не только величину коэффициента корреляции, но и направление связи, использовали величину $K = (1 - r)^2$.

Для каждой ассоциации определяли участие групп сопряженных видов методом расчета коэффициента участия (КУ), предложенного В. С. Ипатовым (1998). В основу коэффициента положены данные о встречаемости и обилии видов. При вычислении КУ встречаемость определяется для группы в целом. Счетной единицей принимается

присутствие в массиве описаний хотя бы одного представителя группы. Далее суммируют значения среднего удельного покрытия каждого вида группы и по специальной таблице определяют ранг группы. Для расчета коэффициента используют формулу

$$\text{КУ} = \frac{\sum a}{n} \times \frac{m}{n} \times \frac{1}{8} = \frac{\sum a \times m}{n^2 \times 8},$$

где $n$ — число описаний, $m$ — встречаемость группы видов, $a$ — ранг группы. КУ может принимать значения от 0 до 1.

Коэффициент участия был использован для вычисления взвешенной экологической оценки групп видов (ЭО) по факторам увлажнения и богатства почвы с использованием шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Расчеты вели по формуле

$$\text{ЭО} = \frac{\sum(\text{ЭО}_i \times \text{КУ}_i)}{\sum \text{КУ}_i},$$

где $\text{КУ}_i$ — коэффициент участия вида группы, $\text{ЭО}_i$ — экологическая оценка вида по шкале Раменского, определяемая как середина амплитуды для значения обилия «массово» ($m$).

## Результаты и обсуждение

Исследования показали, что в Республике Коми сероольшаники занимают наибольшие площади в южных районах (Прилузском, Сысольском, Сыктывдинском). Сероольховые древостои тянутся узкими полосами вдоль автомобильных дорог, по берегам водотоков и озер, окраинам лугов и полей. Преобладающий возраст насаждений составляет 30—50 лет.

В травяном покрове сероольшаников выделены 7 эколого-ценотических групп сопряженных видов (табл. 1). В группу видов «свиты» ели входят *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Luzula pilosa*. Большая часть этих видов характерна для еловых лесов, формирующихся в экотопах с довольно богатыми почвами (Ниценко, 1969б). Группа полунеморальных и неморальных (дубравных) видов объединяет *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Ajuga reptans*. Полунеморальные виды (звездчатка ланцетолистная, сныть обыкновенная) не связаны тесно с широколиственными лесами, хорошо приспособились к условиям мелколиственных насаждений (Горчаковский, 1968; Ниценко, 1969б) и распространяются с ними далеко за Урал. Копытень европейский, живучка ползучая, медуница неясная — типичные представители теневой неморальной свиты, распространяющейся вместе с дубом с юго-запада начиная с атлантического времени (Ниценко, 1969а, б). Полунеморальные и неморальные виды постоянны и обильны в экотопах с наиболее богатыми почвенными разностями. Избыточного увлажнения не переносят.

Группа влаголюбивых видов достаточно обширна и неоднородна. В ее составе выделяются 2 плеяды. Одна из них объединяет виды, большинство из которых, будучи сравнительно влаголюбивыми, требовательны к минеральному питанию, прежде всего содержанию в почвах азота (*Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Adoxa moschatellina*, *Viola epipsila*, *Urtica sondenii*, *U. dioica*). Виды другой плеяды (*Calamagrostis canescens*, *Equisetum sylvaticum*, *Cirsium palustre*) характерны для местообитаний с избыточным, нередко застойным увлажнением и бедными, кислыми торфянистыми почвами.

# ТАБЛИЦА 1

Матрица сопряженной встречаемости видов травяного покрова в сероольшаниках

| Вид | 19 | 27 | 28 | 14 | 5 | 42 | 41 | 10 | 33 | 15 | 39 | 47 | 36 | 49 | 22 | 12 | 1 | 26 | 21 | 29 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 19. *Oxalis acetosella* L. | - | 45 | 45 | 35 | 32 | 24 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -19 | 0 | 0 |
| 27. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. | | - | 34 | 41 | 0 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -22 | 0 | 0 |
| 28. *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt | | | - | 41 | 25 | 0 | 33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -23 | -26 | 0 | 0 |
| 14. *Trientalis europaea* L. | | | | - | 23 | 30 | 0 | 0 | -26 | 0 | 0 | -20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -23 | 0 | 0 |
| 5. *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 42. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 41. *Luzula pilosa* (L.) Willd. | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 |
| 10. *Stellaria holostea* L. | | | | | | | | - | 36 | 32 | 28 | 32 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 33. *Aegopodium podagraria* L. | | | | | | | | | - | 0 | 27 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 29 | 0 | 0 |
| 15. *Ajuga reptans* L. | | | | | | | | | | - | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -22 | 0 |
| 39. *Asarum europaeum* L. | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 47. *Pulmonaria obscura* Dumort. | | | | | | | | | | | | - | 28 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 36. *Aconitum septentrionale* Koelle | | | | | | | | | | | | | - | 33 | 28 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 49. *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. | | | | | | | | | | | | | | - | 40 | 38 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 22. *Chrysosplenium alternifolium* L. | | | | | | | | | | | | | | | - | 41 | 20 | 23 | 0 | 0 |
| 12. *Geum rivale* L. | | | | | | | | | | | | | | | | - | 47 | 32 | 23 | 36 |
| 1. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 29 | 0 | 33 |
| 26. *Adoxa moschatellina* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 30 |
| 21. *Viola epipsila* Ledeb. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 |
| 29. *Urtica sondenii* (Simm.) Avror. ex Geltm. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - |
| 38. *U. dioica* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 13. *Fragaria vesca* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 32. *Rubus saxatilis* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8. *Geranium sylvaticum* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 44. *Solidago virgaurea* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 31. *Paris quadrifolia* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 35. *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 23. *Ranunculus propinquus* C. A. Mey | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 48. *Agrostis gigantea* Roth | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 24. *Poa palustris* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2. *Ranunculus repens* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7. *Veronica chamaedrys* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20. *Alchemilla* sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 40. *Trollius europaeus* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9. *Hieracium umbellatum* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 37. *Viola canina* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 18. *Hypericum maculatum* Crantz | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11. *Vicia sepium* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 34. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 17. *Prunella vulgaris* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 25. *Taraxacum officinale* Wigg. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 30. *Elytrigia repens* (L.) Nevski | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 45. *Tussilago farfara* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 43. *Cirsium palustre* (L.) Scop. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3. *Equisetum sylvaticum* L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 16. *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

| 38 | 13 | 32 | 8 | 44 | 31 | 35 | 6 | 23 | 48 | 24 | 2 | 7 | 20 | 40 | 9 | 37 | 18 | 11 | 34 | 17 | 25 | 30 | 45 | 43 | 3 | 16 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -26 | -24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 |
| 0 | 0 | 28 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -25 | -26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 26 | 22 |
| 0 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -24 | -24 | -23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 26 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 27 | 29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19 |
| 0 | 0 | 21 | 26 | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -30 | -24 | 0 | 0 | 0 | 0 | -26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | -26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 42 | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | -31 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -22 | 0 |
| 19 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -20 | 0 | 0 | -20 | 0 | -28 | 0 | 0 | 0 | 0 | -23 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -26 | 0 | 0 | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| - | 0 | 0 | 0 | -21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | - | 0 | 0 | 28 | 0 | 0 | 25 | 26 | 23 | 0 | 0 | 0 | -20 | -22 | 24 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28 | 0 | 25 | 23 |
| | | - | 37 | 29 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -19 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 |
| | | | - | 0 | 25 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 |
| | | | | - | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 |
| | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -25 | 0 | 0 | -22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | - | 0 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -21 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | - | 26 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | - | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | - | 26 | 32 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 0 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | - | 44 | 0 | 36 | 24 | 42 | 0 | 0 | 21 | 20 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | - | 33 | 0 | 0 | 40 | 32 | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 20 | 20 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | - | 26 | 26 | 0 | 0 | 26 | 32 | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -26 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 21 | 0 | 0 | 0 | 23 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 23 | 27 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 22 | 22 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - | 31 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | - |

Плеяда, образованная *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Agrostis gigantea*, *Chamaenerion angustifolium*, условно определена как группа опушечно-полянных видов. Многие из этих растений обычны для синузий полян и опушек в темнохвойных лесах, достигают значительного обилия под пологом светлых березовых и осиновых насаждений, на вырубках. Состав этой группы в разных формациях лиственных лесов различен. Наиболее обширна в сероольшаниках группа луговых видов, включающая *Veronica chamaedrys*, *Alchemilla* sp., *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Hieracium umbellatum*, *Viola canina*, *Hypericum maculatum*, *Vicia sepium*, *Anthriscus sylvestris*, *Prunella vulgaris*. Большинство из этих растений связано с лугами и светлыми лиственными лесами, сформировавшимися в экотопах со средними условиями увлажнения и почвенного богатства. Для сероольшаников, развивающихся в экотопах, наиболее сильно измененных деятельностью человека, характерны рудеральные виды: *Tussilago farfara*, *Taraxacum officinale*, *Elytrigia repens*. Эти растения быстро заселяют нарушенные субстраты в придорожных экотопах и впоследствии сохраняются под пологом ольхи, поскольку являются нитрофилами.

Растения, определяющие облик травяного покрова сероольшаников (доминанты и содоминанты), за исключением *Deschampsia cespitosa* и *Heracleum sosnowskyi*, вошли в состав тех или иных эколого-ценотических групп.

При классификации сероольшаников Республики Коми нами выделено 10 ассоциаций, характеристика которых приведена в табл. 2.

В экотопах с повышенным увлажнением развиваются таволговые и вейниковые (с *Calamagrostis purpurea* или *C. canescens*) сероольшаники. Таволговые сероольшаники (Alnus incana—Filipendula ulmaria) приурочены преимущественно к пойменным экотопам, которые по условиям увлажнения относятся к сыролуговым, а по шкале активного богатства почв — к довольно богатым (табл. 2). Древостои чистые или смешанные с преобладанием ольхи и примесью березы (до 4 единиц по составу), ивы козьей (до 3 единиц по составу) либо ивы трехтычинковой (до 5 единиц по составу), а изредка ели (до 1 единицы по составу). Насаждения обычно одноярусные. Модальные классы возраста ольхи — III—IV, отмечены также древостои V класса возраста. Сомкнутость крон составляет (0.6) 0.7—0.9 (1.0), высота деревьев варьирует от 10 до 14 м при диаметре стволов 10—18 см. В отдельных случаях имеется разреженный 2-й полог, сложенный деревьями ели II класса возраста, высотой 5—8 м и диаметром стволов 12—16 см. Из пород, формирующих древостой, наиболее активно возобновляется *Alnus incana*. Подрост ели и березы имеется почти во всех случаях, однако очень немногочисленный. Выражен подлесок, сформированный 1—7 видами. Полог обычно разреженный, но в отдельных случаях сомкнутость кустов достигает 0.6—0.8. Наиболее постоянные компоненты подлеска — *Lonicera pallasii*, *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*. Травостой обычно густой, общее проективное покрытие (ОПП) составляет 75—95 %. Видовая насыщенность варьирует от 12 до 47 видов на 400 м$^2$, всего в пределах ассоциации отмечено 153 вида. Облик покрова определяют виды-гигрофиты. Доминирует *Filipendula ulmaria*. В качестве содоминантов могут выступать *Calamagrostis purpurea*, *Stellaria holostea*, *Urtica sondenii*. Заметным постоянством и удельным обилием (от 7 до 33 %) характеризуются *Geum rivale*, *Aconitum septentrionale*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Urtica dioica*, *Viola epipsila*. В числе постоянных, но малообильных (удельное покрытие до 5 %) видов можно упомянуть *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Equisetum pratense*, *Ranunculus repens*, *Trientalis europaea*. Напочвенный покров обычно развит слабо (ОПП до 10 %), но в отдельных случаях проективное покрытие мхов может достигать 20—40 %. Наиболее постоянные компоненты мохового покрова таволговых сероольшаников — *Climacium dendroides*, представители родов *Calliergon* (*C. cordifolium*, *C. giganteum*), *Brachythecium* (*B. mildeanum*, *B. salebrosum*), *Plagiomnium* (*P. cuspidatum*, *P. ellipticum*).

Сообщества ассоциации сероольшаник таволговый описаны в Московской обл. (Работнов, 1939; Кашлев, 1963), на территории Белоруссии (Юркевич и др., 1963).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ассоциаций сероольховых лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми

| Показатели \ Ассоциация | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Число описаний | 3 | 18 | 5 | 11 | 19 | 11 | 17 | 5 | 5 |
| Виды свиты ели | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.11 | 0.2 | 0.43 | 0.16 | 0.12 | 0.09 | 0.23 | 0.2 | 1 |
| ЭО увлажнение | 73.3 | 73.9 | 74.9 | 75.8 | 74.5 | 80.5 | 77.5 | 73.8 | 73.8 |
| ЭО богатство | 6.8 | 7.1 | 6.1 | 6.7 | 7 | 7.7 | 7.3 | 7.2 | 7.3 |
| Дубравные виды | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.04 | 0.08 | 0.24 | 0.16 | 0.96 | 0.97 | 0.07 | 0.06 | 0.02 |
| ЭО увлажнение | 66 | 68.1 | 68.9 | 67.8 | 65.5 | 69.9 | 67.4 | 71.1 | 72 |
| ЭО богатство | 8.5 | 7.8 | 7.6 | 8.4 | 8.3 | 8.6 | 7.8 | 7.1 | 7 |
| Виды-гигрофиты богатых почв | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.29 | 0.17 | 0.17 | 0.95 | 0.29 | 0.49 | 0.97 | 0.14 | 0.2 |
| ЭО увлажнение | 85.3 | 84.8 | 85.7 | 84.8 | 83 | 83 | 82.8 | 84.8 | 84.6 |
| ЭО богатство | 10.4 | 10 | 9.7 | 9.5 | 9.4 | 9.9 | 9.6 | 9.6 | 9 |
| Опушечно-полянные виды | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.33 | 0.28 | 0.35 | 0.19 | 0.31 | 0.24 | 0.19 | 0.33 | 0.33 |
| ЭО увлажнение | 66.6 | 66.3 | 68.3 | 66.7 | 67.3 | 68.2 | 69 | 64.5 | 68 |
| ЭО богатство | 7.5 | 8.8 | 7.3 | 7.6 | 7.8 | 7.5 | 7.7 | 7.7 | 7.3 |
| Луговые виды | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.33 | 0.47 | 0.43 | 0.35 | 0.32 | 0.23 | 0.27 | 0.2 | 0.09 |
| ЭО увлажнение | 69.4 | 68.5 | 70.7 | 71.3 | 68.4 | 70.1 | 70.4 | 73.4 | 69.4 |
| ЭО богатство | 9.6 | 10 | 9.9 | 10 | 9.4 | 9.8 | 9.2 | 11.4 | 9.5 |
| Рудеральные виды | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.21 | 0.16 | 0.03 | 0.02 | 0.07 | 0.06 | 0.01 | 0.08 | 0.04 |
| ЭО увлажнение | 75.7 | 67.7 | 68.8 | 69.8 | 67.7 | 76.4 | 65 | 65.7 | 64.8 |
| ЭО богатство | 16.4 | 13 | 13.2 | 15.2 | 14.7 | 16.7 | 14 | 7.9 | 11.3 |
| Виды-гигрофиты небогатых почв | | | | | | | | | |
| КУ группы | 0.04 | 0.25 | 0.95 | 0.08 | 0.24 | 0.05 | 0.15 | 0.5 | 0.05 |
| ЭО увлажнение | 86.5 | 79 | 77.6 | 80.2 | 78.5 | 81.5 | 85 | 92.5 | 80.2 |
| ЭО богатство | 6.8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 6.9 | 6.9 | 6.7 | 6.9 |
| КУ вида | | | | | | | | | |
| *Heracleum sosnowskyi* Manden. | 1 | 0.0008 | 0 | 0.02 | 0.009 | 0.001 | 0.0003 | 0.01 | 0 |

Примечание. Ассоциации сероольховых лесов: 1. Alnus incana — Heracleum sosnowskyi; 2. Alnus incana — Deschampsia cespitosa; 3. Alnus incana — Equisetum sylvaticum; 4. Alnus incana — Urtica sondenii (U. dioica); 5. Alnus incana — Stellaria holostea; 6. Alnus incana — Aegopodium podagraria; 7. Alnus incana — Filipendula ulmaria; 8. Alnus incana — Calamagrostis canescens (C. purpurea); 9. Alnus incana — Oxalis acetosella.

На европейском северо-западе России нами (Дегтева, Ипатов, 1987) выделены 2 типа сероольховых лесов, сообщества которых характеризуются значительным участием в травостое *Filipendula ulmaria*: Alnus incana—Carex cespitosa + Filipendula ulmaria и Alnus incana—Matteuccia struthiopteris + Filipendula ulmaria. Первая из них объединяет фитоценозы, сформировавшиеся в экотопах с избыточным увлажнением застойного характера, вторая — сероольшаники местообитаний с повышенным проточным увлажнением. Название 2-го типа до некоторой степени условно, поскольку, основы-

ваясь на ряде признаков (особенностях экотопа, данных о бонитете насаждений, составе древостоя и подлеска, предположениях о месте фитоценоза в сукцессионных рядах), к нему были отнесены сероольшаники, в травостое которых преобладают такие гигромезофиты, как *Geum rivale*, *Cirsium oleraceum*, *Matteuccia struthiopteris*. В. И. Василевич (1998) рассматривает эти типы как однородные группы описаний в пределах одной асс. Filipendula—Alnetum incanae. В Республике Коми насаждения серой ольхи с господством таволги практически не формируются в экотопах с застойным увлажнением. Описанные здесь сероольшаники таволговые в большей степени соответствуют типу Alnus incana—Matteuccia struthiopteris + Filipendula ulmaria.

В местообитаниях с избыточным, нередко застойным увлажнением, но с небогатыми почвами на смену сероольшаникам таволговым приходят сообщества асс. Alnus incana—Calamagrostis canescens (C. purpurea). Для западных районов республики более характерен *Calamagrostis canescens*, по мере продвижения к востоку на смену ему приходит *Calamagrostis purpurea*. Насаждения сероольшаников вейниковых чистые, с примесью единичных деревьев *Betula pubescens*, *Salix caprea*, *S. pentandra*, *Picea obovata*, III—V классов возраста. Высота деревьев *A. incana* составляет 8—12 м при диаметре стволов 6—18 см, сомкнутость крон — (0.7) 0.9—1.0. Возобновление ольхи от слабого до активного, подрост остальных пород единичный. В составе подлеска зафиксированы 11 видов кустарников, в конкретных сообществах он сформирован 3—5 видами. Под пологом ольхи обычно образует заросли *Rubus idaeus* (сомкнутость — 0.3—0.8), но в отдельных случаях кустарниковый ярус разреженный. Наибольшим постоянством, помимо малины, характеризуются *Ribes hispidulum*, *Salix myrsinifolia*, в пойменных экотопах значительно участие *Padus avium*. В травостое отмечено 85 видов, видовая насыщенность составляет 25—40 видов на 400 м², ОПП растений 60—80 %. В травяном покрове обычно выражены 3 яруса. I ярус (высота 70—100(130) см) сформирован *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium palustre*. Растения II яруса (20—50 см) — *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium sylvaticum*. В III ярусе (3—10 см) отмечены *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Fragaria vesca*, *Ranunculus repens*, *Glechoma hederaceae*. Господствует *Calamagrostis canescens* (реже *C. purpurea*); виды *E. sylvaticum* и *Cirsium palustre*, сопряженные с вейником, постоянны, но их относительное покрытие не превышает 2 %. Из других эколого-ценотических групп заметное участие в формировании покрова принимают луговая (*Deschampsia cespitosa*, *Hieracium umbellatum*, *Ranunculus repens*, *Prunella vulgaris*) и опушечно-полянная (*Chamaenerion angistifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*). Из видов свиты ели наибольшую ценотическую роль играют *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*. Участие видов остальных групп незначительно (табл. 2). Напочвенный покров выражен слабо (ОПП 5 %), мхи приурочены к пням и колодам. Преобладают *Drepanocladus uncinatus*, представители рода *Brachythecium* и *Dicranum*.

Древостои ольхи серой с преобладанием в покрове *Calamagrostis purpurea* описаны на территории европейского северо-запада России А. А. Ниценко (1972), который относит ассоциации сероольшаник таволговый и сероольшаник ланцетновейниковый к гидрофильной группе.

В условиях повышенного увлажнения формируются также гигрофильные варианты щучковой, снытевой и крапивной ассоциаций. В целом же указанные синтаксоны крайне неоднородны по фактору влажности почвы.

Сероольшаники щучковые (Alnus incana—Deschampsia cespitosa) распространены на суходолах, имеют вторичное происхождение. Наиболее часто формируются вдоль дорог и на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, в экотопах с влажнолуговым увлажнением, мезотрофными или довольно богатыми почвами. Древостои практически чистые, с незначительной примесью ивы козьей, березы пушистой, реже сосны, ивы пятитычинковой и филиколистной. Описаны насаждения III, IV и V классов возраста. В наиболее часто встречающихся древостоях IV класса

возраста деревья ольхи серой имеют высоту 8—14 м и диаметр стволов 6—16 см; сомкнутость крон 0.7—0.9. В нескольких случаях отмечен 2-й полог из ели II класса возраста высотой 4—6 м с диаметром стволов 4—12 см. Из пород древесного яруса достаточно активно возобновляются ольха серая и береза пушистая; имеется, как правило, и подрост ели, однако численность его обычно не велика. Подлесок всегда выражен, сформирован 1—6 видами (для ассоциации в целом отмечено 17). Наиболее постоянны *Rubus idaeus*, *Padus avium*, *Rosa acicularis*, *Salix myrsinifolia*, *Sorbus aucuparia*. Полог кустов чаще разреженный, однако иногда в сероольшаниках щучковых развиваются густые заросли малины (сомкнутость кустов до 0.5). Травяно-кустарниковый покров средней густоты (ОПП 40—75 %). Видовая насыщенность составляет 26—40 видов на 400 м$^2$, в ассоциации зафиксированы 163 вида трав и 5 видов кустарничков. Наиболее значимую роль выполняют луговые и опушечно-полянные виды, заметно участие влаголюбивых и сорных растений, а также видов «свиты» ели (табл. 2). Наивысших градаций обилия достигает *Deschampsia cespitosa*. В качестве содоминантов могут выступать *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, *Equisetum pratense*, *Hieracium umbellatum*, *Geranium sylvaticum*, а в гигрофильном варианте ассоциации — *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *E. sylvaticum*. Высоким постоянством характеризуются *Chamaenerion angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Veronica chamaedrys*, *Prunella vulgaris*, *Hypericum maculatum*. Удельное покрытие этих видов в отдельных случаях может достигать 20 %. Во влажных местообитаниях роль наполнителей могут выполнять *Carex cinerea*, *C. nigra*, *Scirpus sylvaticus*, *Urtica dioica*, но у этих видов показатели встречаемости относительно невелики. К числу константных малообильных принадлежат виды-спутники ели — *Maianthemum bifolium*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus* и растения, обычные для антропогенно трансформированных местообитаний, — *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*. В целом сероольшаники щучковые характеризуются большой пестротой видового состава сосудистых растений, что, вероятно, связано с тем, что они формируются преимущественно вдоль дорог. Моховой покров в насаждениях данной ассоциации слабо развит, ОПП обычно не превышает 5—7 % и лишь в единичных случаях достигает 30 %. В напочвенном покрове отмечены *Climacium dendroides*, *Brachythecium campestre*, *Plagiomnium medium*, *Calliergon cordifolium*, *Polytrichum commune*.

Ассоциация сероольшаник щучковый ранее описана на северо-западе Европейской России (Ниценко, 1972; Дегтева, Ипатов, 1987; Василевич, 1998). Имеются сведения о наличии фитоценозов этой ассоциации в Московской (Работнов, 1939) и Костромской областях (Василевич, 1998).

Важным экологическим фактором при формировании крапивных, снытевых и звездчатковых сероольшаников является богатство почв, которое на фоне благоприятного сочетания других факторов способствует увеличению ценотической роли видов южных флористических групп (табл. 2). Разнообразие видов, свойственных широколиственным лесам, в сообществах этих типов наибольшее; неморальные и неморально-бореальные виды часто выполняют роль доминантов и содоминантов. В сероольшаниках крапивных наряду с богатством и увлажнением почв в качестве определяющих выступают такие параметры экотопов, как механический состав и дренаж почв (преобладают рыхлые, хорошо дренированные почвы).

Сероольшаники крапивные (Alnus incana—Urtica dioica) распространены и в поймах, и на суходолах, в экотопах с сыролуговым увлажнением и довольно богатыми почвами (табл. 2). Насаждения чистые или смешанные, IV—VII классов возраста. Преобладает ольха серая (7—10 единиц по составу), имеется примесь ивы козьей (1—3 единицы по составу), березы пушистой, реже ивы пятитычинковой (до 1 единицы по составу). Сомкнутость крон 0.8—1.0. Высота деревьев *A. incana* в 40-летних насаждениях составляет 14—18 м, значения диаметра стволов — 10—18 см. Отмечен подрост ольхи, ели, пихты, березы; возобновление всех пород слабое. Подлесок богатый по видовому составу; на пробных площадях отмечено по 6—7 видов кустарников, для ассоциации — 12 видов. Наиболее обычны *Padus avium*,

*Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*. Полог обычно разреженный, однако в некоторых случаях малина образует густые (сомкнутость 0.6—0.8) заросли в крапивных сероольшаниках. Травостой хорошо развит, ОПП — 80—95 (98 %). На пробных площадях отмечено по 17—28 видов травянистых растений, всего для данной ассоциации — 118. Наибольшую ценотическую роль играют 2 вида крапивы — *Urtica dioica* и *U. sondenii*. В качестве содоминантов могут выступать представители группы дубравных видов (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*). Выражено олуговение. К числу наиболее постоянных луговых растений относятся *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium*, *Ranunculus repens*. В сообществах гигромезофильного варианта ассоциации значительно участие влаголюбивых видов, прежде всего *Chrysosplenium alternifolium* и *Filipendula ulmaria*, а также некоторых константных, но малообильных гигрофитов (*Geum rivale*, *Viola epipsila*, *Adoxa moschatellina*). Моховой покров развит слабо, ОПП редко превышает 5—7 %. Наиболее характерны представители родов *Mnium*, *Plagiomnium*, *Rhizomnium*, *Bryum*, *Pseudobryum*, *Drepanocladus*, *Brachythecium*.

Сообщества асс. Alnus incana—Urtica dioica — одни из самых широко распространенных в Европейской России. Они встречаются на Северо-Западе (Ниценко, 1972; Василевич, 1985, 1998; Дегтева, Ипатов, 1987), отмечены в Московской обл. (Работнов, 1939). За пределами России сероольшаники крапивные описаны в Белоруссии, где обычны на суглинистых среднеподзолистых почвах (Юркевич и др., 1963).

Сероольшаники снытевые (Alnus incana—Aegopodium podagraria) встречаются и в пойменных, и в суходольных экотопах, характеризующихся влажнолуговым увлажнением и мезотрофными почвами (табл. 2). Древостои сформированы 3—5 видами. Преобладает *A. incana* (8—10 единиц по составу), имеется примесь *Salix caprea*, *S. pentandra* (до единицы по составу), реже — *Betula pubescens*, *Padus avium*, *Picea obovata*, *Salix viminalis*. Обследованные насаждения относятся к III, IV и V—VII классам возраста. Сомкнутость крон в спелых древостоях 0.8—0.9, высота деревьев ольхи 14—16 (20) м при диаметре стволов 14—22 (30) см. Отмечены возобновление ольхи серой (чаще слабое) и единичный подрост ели. Имеется подлесок, сформированный 2—8 видами. Сомкнутость его обычно до 0.2, но в отдельных случаях может достигать 0.4—0.6. Наиболее постоянный и обильный компонент подлеска — *Rubus idaeus*, заметную роль в формировании кустарникового яруса играют также *Ribes nigrum*, *Rosa majalis*, *Sorbus aucuparia*. Травостой хорошо развитый, густой, ОПП варьирует от 60 до 95 (98 %). В ассоциации отмечены 108 видов травянистых растений, видовая насыщенность — 14—38 видов на 400 м². Ключевые позиции принадлежат дубравным видам. Господствует *Aegopodium podagraria*. В качестве содоминанта в отдельных случаях выступает *Stellaria holostea*, удельное покрытие *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura* может составлять до 5—19 %. В гигромезофильном варианте ассоциации заметную ценотическую роль выполняют влаголюбивые виды, прежде всего *Filipendula ulmaria*, а также *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Urtica sondenii*, *Aconitum septentrionale*. К числу относительно постоянных в сероольшаниках снытевых могут быть отнесены представители опушечно-полянных и луговых видов (*Chamaenerion angustifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Alchemilla* sp., *Anthriscus sylvestris*, *Trollius europaeus*), но их удельное покрытие не превышает 1—5 %. Моховой покров угнетен, ОПП не более 3 %. На почве и гниющей древесине встречаются *Brachythecium mildeanum*, *B. rutabulum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Climacium dendroides*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Tetraphis pellucida*.

Сероольшаники снытевые обычны на северо-западе (Ниценко, 1972; Василевич, 1985, 1998; Дегтева, Ипатов, 1987) Европейской России и в Белоруссии (Юркевич и др., 1963). Описаны ольховые насаждения, в покрове которых преобладает *Aegopodium podagraria*, в Московской (Работнов, 1939), Вологодской (Гаврилов, Карпов, 1962) и Пермской (Крюгер, 1955) областях.

В экотопах с мезотрофными почвами, для которых не характерно избыточное увлажнение, формируются насаждения серой ольхи, в покрове которых преобладает

*Stellaria holostea.* Звездчатковые сероольшаники (Alnus incana—Stellaria holostea) наиболее широко распространены в Республике Коми. Приурочены исключительно к суходолам, чаще всего образуют узкие полосы вдоль автомобильных дорог; имеют вторичное происхождение. Насаждения чистые, с единичной примесью березы, осины, реже ели и ивы козьей, в них обычно развит один полог. Отмечены III—V классы возраста. Высота деревьев ольхи серой в 30—40-летних древостоях составляет 8—16 м, диаметр стволов 8—22 см; сомкнутость крон (0.6) 0.9—1.0. Основная лесообразующая порода возобновляется, но слабо. Обычно имеется и подрост ели, численность которого в отдельных случаях достигает 2—3 тыс. шт./га. Подлесок, как правило, хорошо выражен. В его сложении принимают участие от 2 до 7 видов (всего для ассоциации отмечено 17 видов). Наибольшего обилия достигает малина, формирующая заросли с сомкнутостью от 0.3 до 0.8. Достаточно постоянны и обильны также *Sorbus aucuparia*, *Salix phylicifolia*. Видовая насыщенность травостоя составляет от 24 до 41 вида, проективное покрытие — (35) 75—95 %. Всего в ассоциации зафиксированы 135 видов травянистых растений и 4 вида кустарничков. Травостой, как правило, монодоминантный. Облик покрова определяют полудубравные и дубравные виды. Господствует *Stellaria holostea.* В некоторых сообществах в качестве содоминанта выступает *Aegopodium podagraria*, 20—25 % может достигать удельное покрытие *Asarum europaeum*, *Chelidonium majus*. Высокой константностью при относительном покрытии 1—5 % характеризуются *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura.* Так же, как и в других ассоциациях сероольховых лесов, в сероольшаниках звездчатковых встречаются светолюбивые луговые и опушечно-полянные виды. Наиболее обильны *Deschampsia cespitosa*, *Equisetum pratense*, *Hieracium umbellatum*, *Veronica chamaedrys*, однако большинство из перечисленных видов не отличается высоким постоянством. Из малообильных видов к числу константных относятся *Fragaria vesca* и *Solidago virgaurea.* Моховой покров практически отсутствует, ОПП не превышает 3—5 %. Наиболее разнообразны представители родов *Brachythecium* (*B. mildeanum*, *B. stakrei*, *B. salebrosum*) и *Plagiomnium* (*P. cuspidatum*, *P. ellipticum*); отмечены также *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum juniperinum*, *Calliergon giganteum*, *Amblystegium subtile.*

В литературе асс. Alnus incana—Stellaria holostea впервые описана А. А. Ниценко (1972) в группе мезофильных ольшаников богатых почв. При последующей инвентаризации сероольховых насаждений северо-запада Европейской России (Дегтева, Ипатов, 1987) сообщества с преобладанием *Stellaria holostea* были отнесены к типу Alnus incana—Aegopodium podagraria. В. И. Василевич (1998) предлагает классифицировать сообщества с высоким постоянством и обилием видов неморальной группы (*Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria nemorum*, *S. holostea*, *Mercurialis perennis*, *Aconitum excelsum*, *Anemonoides nemorosa*, *Urtica dioica*) как ассоциацию сероольшаник неморальнотравный.

Сероольшаники кисличные (Alnus incana—Oxalis acetosella) широко распространены на европейском Северо-Западе (Ниценко, 1972; Василевич, 1985, 1998; Дегтева, Ипатов, 1987) и в центральной части (Работнов, 1939) России, а также в Белоруссии (Юркевич и др., 1963). В Республике Коми сообщества этой ассоциации редки, отмечены на суходолах, преимущественно в подзоне южной тайги. Местообитания характеризуются влажнолуговым увлажнением и небогатыми почвами (табл. 2). Древостои обычно чистые, изредка с незначительной примесью ели и пихты. В отдельных случаях заметное участие в формировании насаждений принимают ивы козья, шерстистопобеговая, пятитычинковая (до 3 единиц по составу). Отмечены III, IV, реже V классы возраста. Преобладающая высота деревьев *A. incana* 14—16 м при диаметрах стволов 8—16 см. Сомкнутость крон 0.8—0.9. Под пологом ольхи серой возобновляется ель. Подрост *Picea obovata* чаще немногочисленный, однако в некоторых случаях его сомкнутость может достигать 0.6—0.8. Ольха возобновляется слабо. Имеется подлесок, образованный 4—7 видами. Сомкнутость кустов составляет от 0.1 до 0.7. Преобладает *Rubus idaeus*, отмечены также *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii*, *Rosa majalis*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia* и др. (всего в ассоциации

зафиксировано 13 видов кустарников). Травяно-кустарничковый покров негустой, ОПП — 15—65 %. Ярусы не выражены, высота основной массы растений составляет 5—20 см. Видовая насыщенность невелика, на пробных площадях отмечены по 20—33 вида, а в ассоциации — 69. Ведущая ценотическая роль принадлежит видам свиты ели. Господствует *Oxalis acetosella* либо (реже) *Dryopteris carthusiana*. Заметного обилия достигают также *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Pyrola minor* (удельное покрытие 19—50 %), высоким постоянством характеризуется *Trientalis europaea*. Из других эколого-ценотических групп наиболее значительное участие в формировании травяно-кустарничкового покрова сероольшаников кисличных играет опушечно-полянная (*Chamaenerion angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Ranunculus propinquus* и некоторые др.), однако при высоком постоянстве ее представителей их удельное покрытие не превышает 5 %. Характерной особенностью сообществ данной ассоциации в сравнении с сероольшаниками кисличными северо-западных районов Европейской России является снижение участия в покрове *Athyrium filix-femina* и повышение ценотической значимости *Dryopteris carthusiana*. Моховой покров, как правило, выражен слабо, ОПП до 5 % и лишь в отдельных случаях достигает 30 %. На почве наиболее обычны *Pleurosium schreberi*, *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, на гниющей древесине — *Brachythecium stakrei*, *Drepanocladus uncinatus*, *Plagiothecium laetum*. Сероольшаники кисличные не будут, по всей видимости, длительно производными, при отсутствии антропогенного пресса можно ожидать их быструю смену ельниками кисличными.

В экотопах, характеризующихся переменностью увлажнения, формируются сероольшаники, в травяном покрове которых господствуют хвощи — *Equisetum pratense* и *E. sylvaticum*. Ведущий экологический фактор, определяющий формирование сообществ этих ассоциаций, — механический состав почв. Грунты под ними рыхлые, легкие, преимущественно супесчаные или песчаные, поэтому почвенная толща в летний период не переувлажнена.

Сероольшаник хвощевый (с *Equisetum pratense*) обследован в Прилузском р-не в окр. с. Объячево, в придорожном экотопе. Древостой средневозрастный, чистый, сформирован деревьями *A. incana* высотой 6—8 м с диаметром стволов 4—8 см. Сомкнутость крон 0.9—1.0. Отмечен редкий подрост ольхи вегетативного происхождения и единичный подрост ели. Разреженный подлесок образуют кусты ивы. Травостой неоднородный по сложению, что обусловлено особенностями микрорельефа; ОПП 60—80 %. Отмечено 26 видов. Облик покрова определяют луговые и опушечно-полянные виды, мезофиты и гигромезофиты. Наиболее обилен *Equisetum pratense*; в качестве содоминанта выступает *Ajuga reptans*. По 5—20 % составляет удельное покрытие *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ranunculus repens*, по 1—3 % — *Alchemilla* sp., *Angelica sylvestris*, *Bromopsis inermis*, *Carex pallescens*, *Hieracium umbellatum*, *Poa palustris*. Моховой покров не выражен.

Асс. A. incana—Equisetum pratense приводится Т. А. Работновым (1939) для Московской обл., С. В. Дегтевой и В. С. Ипатовым (1987) — для северо-запада европейской части России. В. И. Василевич (1998) рассматривает сероольшаники с доминированием *Equisetum pratense* как флористически однородную группу описаний в пределах асс. Urtico—Alnetum incanae.

Сероольшаники хвощевые (с *Equisetum sylvaticum*) распространены более широко. Обычны на суходолах, но формируются и в пойменных экотопах. Местообитания характеризуются влажнолуговым увлажнением и небогатыми почвами. Древостои средневозрастные (30—40 лет), сложены ольхой серой с единичной примесью березы пушистой или березы повислой. Высота деревьев ольхи составляет 10—18 м, значения диаметра стволов 6—14 см; сомкнутость крон 0.7—1.0. В некоторых случаях имеется 2-й полог из деревьев ели II класса возраста высотой 5—8 м с диаметром стволов 4—10 (14) см. Отмечен подрост ольхи (средней густоты), а также ели (обычно немногочисленный), осины, березы, сосны (единичный). Разре-

женный подлесок суходольных сообществ образован ивой козьей и ивой филиколистной, рябиной. В пойменных сероольшаниках хвощевых кустарниковый ярус сформирован черемухой и малиной, сомкнутость достигает 0.6. Травостой густой, ОПП 80—95 %. На пробных площадях отмечены от 15 до 35 видов травянистых растений, в ассоциации — 86. Господствует *Equisetum sylvaticum*. В отдельных случаях высокого удельного обилия (33 %) достигает тесно сопряженный с ним вид *Calamagrostis canescens*. Так же, как и в сероольшанике с господством *Equisetum pratense*, значительно участие луговых и опушечно-полянных видов, прежде всего *Veronica chamaedrys*, *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Hieracium umbellatum*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Rubus saxatilis*. В то же время заметна роль видов «свиты» ели, из которых наиболее постоянны *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*. Моховой покров в суходольных сообществах развит слабо (ОПП до 10 %). Мхи приурочены преимущественно к гниющей древесине. Преобладают представители родов *Brachythecium* (*B. stakrei*, *B. salebrosum*, *B. reflexum*), *Drepanocladus uncinatus*. На приствоповых повышениях отмечены в незначительном обилии *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*. В пойменных сероольшаниках хвощевых напочвенный покров развит в большей степени (ОПП 40—60 %) и сформирован преимущественно *Climacium dendroides*.

Сообщества асс. A. incana—Equisetum sylvaticum описаны на европейском северо-западе России (Ниценко, 1972; Дегтева, Ипатов, 1987). В. И. Василевич (1998) включает сероольховые леса с доминированием *Equisetum sylvaticum* в ассоциацию сероольшаник крапивный в ранге флористически однородной группы описаний.

Ольха серая, обладающая высокой агрессивностью, способна быстро заселять заброшенные участки сельскохозяйственных угодий (Дегтева, Головнева, 1987; Дегтева, Ипатов, 1987). Вблизи поселений нередко формируются насаждения *A. incana*, под пологом которых обильно разрастаются адвентивные виды или дичающие интродуценты. В Прилузском и Усть-Вымском районах Республики Коми нами описаны сероольшаники, в покрове которых господствует *Heracleum sosnowskyi* — вид, введенный в культуру специалистами Института биологии Коми УрО РАН (Вавилов, 1963, 1968; Моисеев, Александрова, 1973; Моисеев и др., 1979) и выращиваемый как силосное растение на полях. Насаждения в сероольшаниках борщевиковых (A. incana—Heracleum sosnowskyi) чистые или с незначительной (до единицы по составу) примесью *Salix pentandra*, III класса возраста. Высота деревьев ольхи 10—14 м, диаметр стволов 14—22 см; сомкнутость крон 0.8—1.0. Ольха серая возобновляется. Подрост вегетативного происхождения, средней густоты. Отмечены также единичные экземпляры подроста ели, пихты, сосны, осины. В разреженном подлеске преобладают *Salix phylicifolia*, *S. myrsinifolia*; зафиксированы также *Rosa majalis*, *Lonicera pallasii*, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и др. (всего 10 видов). ОПП травостоя 60—90 %. Сероольшаники борщевиковые — самая бедная во флористическом отношении ассоциация, в ней учтен лишь 51 вид. Видовая насыщенность от 17 до 35. Господствует дичающий *Heracleum sosnowskyi*, растения которого достигают высоты 1.5—2 м. Из эколого-ценотических групп заметную роль играют луговая и опушечно-полянная. Наиболее константные их представители — *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Ranunculus propinquus*. Удельное покрытие этих видов в некоторых случаях достигает 5—15 %. К числу постоянных, но малообильных компонентов покрова относятся *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum pratense*, *Hieracium umbellatum*, *Anthriscus sylvestris*, *Dactylis glomerata*, *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*. Отмечены рудеральные виды, многие из которых являются нитрофилами, поэтому находят благоприятные условия под пологом ольхи (*Arctium lappa*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Elytrigia repens*). Участие растений этой группы наибольшее именно в сообществах ассоциации сероольшаник борщевиковый. Моховой покров отсутствует. В других районах России и сопредельных странах фитоценозы асс. A. incana—Heracleum sosnowskyi не описаны.

## Выводы

Сопоставление данных инвентаризации сероольшаников Республики Коми с материалами, полученными при обобщении сведений о сероольховых насаждениях европейского Севера России (Ниценко, 1972; Дегтева, Ипатов, 1987; Василевич, 1985, 1998), показало, что на исследованной нами территории представлено не все их ценотическое разнообразие. Отмеченные в других районах европейского Севера сероольшаники ландышево-орляковые, страусниковые, полевицево-брусничные, бутеневые, сфагновые, сложные на территории Республики Коми не встречаются. Широко распространенные в западных районах Европейской России сероольшаники кисличные и снытевые на европейском Северо-Востоке зарегистрированы не часто. При продвижении на восток снижаются разнообразие и ценотическая роль в покрове сероольховых лесов дубравных видов. Из растений полунеморального и неморального флористического комплекса наибольшей ценотической значимостью в сероольшаниках Республики Коми характеризуется *Stellaria holostea*. В экотопах с застойным увлажнением на смену сероольшаникам дернистоосоково-таволговым приходят сероольшаники вейниково-таволговые и вейниковые. Специфичной для изученной территории является ассоциация сероольшаник борщевиковый, а ассоциация сероольшаника крапивный характерна только для формации сероольховых лесов.

На северо-западе европейской России, где антропогенная трансформация растительного покрова достигла значительной степени, сероольховые сообщества достаточно устойчивы и трудно ожидать их быстрой смены ельниками (Дегтева, Ипатов, 1987; Василевич, 1998). На территории Республики Коми под пологом серой ольхи, как правило, имеется перспективный подрост ели, что свидетельствует о том, что сероольшаники будут постепенно сменяться ельниками. Исключение составляют сообщества, сформировавшиеся в придорожных экотопах, поскольку они испытывают наиболее сильное антропогенное влияние.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Анучин Н. П.* Лесная таксация. М.; Л., 1952. 532 с.

*Вавилов П. П.* Новые перспективные силосные растения в Коми АССР. Сыктывкар, 1963. 239 с.

*Вавилов П. П.* Новые кормовые культуры. М., 1968. 31 с.

*Василевич В. И.* Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

*Василевич В. И.* Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

*Гаврилов К. А., Карпов В. Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5—118.

*Галанин А. В., Беликович А. В., Проскурина Н. С.* Практические работы по биометрии. Магадан, 1986. Вып. 1. 39 с.

*Горчаковский П. Л.* Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. Вып. 59. 207 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР).

*Дегтева С. В.* К проблеме изучения биологического разнообразия вторичных мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Республики Коми // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 90—101. (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН; № 149).

*Дегтева С. В., Головнева Л. Б.* Особенности сукцессионного ряда луг—сероольшаник // Эколого-ценотическое и флористическое изучение фитоценозов европейского Севера СССР. Сыктывкар, 1987. С. 67—76. (Тр. Коми филиала АН СССР; № 82).

*Дегтева С. В., Ипатов В. С.* Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

*Ипатов В. С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

*Кашлев В. Ф.* Сероольшаники Ново-Петровского лесхоза Московской области и их использование // Тр. ТСХА. 1963. Вып. 89. С. 530—535.

*Крюгер В. А.* Луга р. Бабки (Кунгурского района Молотовской обл.) и мероприятия по их улучшению // Уч. зап. Молотовского ун-та. 1955. Т. 7. Вып. 3. С. 171—199.

*Моисеев К. А., Александрова М. И.* Борщевик Сосновского // Новые силосные растения и основные приемы их выращивания. Сыктывкар, 1973. С. 3—14.

*Моисеев К. А., Соколов В. С., Мишуров В. П.* и др. Малораспространенные силосные культуры. Л., 1979. 327 с.

*Нешатаев Ю. Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

*Нешатаев Ю. Н., Шапошников Е. С.* Межвидовые сопряженности и их значение для выделения ассоциаций // Вестн. ЛГУ. 1976. № 15. С. 48—57.

*Ниценко А. А.* К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969а. Т. 54. № 1. С. 3—12.

*Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969б. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

*Ниценко А. А.* Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

*Полевая геоботаника.* М.; Л., 1964. Т. 3. 530 с.

*Работнов Т. А.* Типы сероольховых насаждений северо-западной части Московской области // Бот. журн. 1939. Т. 24. С. 15—29.

*Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 471 с.

*Состояние* изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар, 1997. 199 с.

*Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П.* Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

*Уткин А. И., Гульбе Я. И., Ермолаева Л. С.* Первичная продуктивность сероольшаников Ярославской области // Лесоведение. 1980. № 3. С. 69—80.

*Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

*Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Парфенов В. И.* Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, 1963. 142 с.

## SUMMARY

Data about gray alder stands of the Komi Republic are not numerous. Classification of 100 descriptions of standard plots of the gray alder communities from 10 districts of the Republic has been made. 10 plant associations were distinguished on the basis of dominant species of the herb layer and species fron various ecological-coenotic groups. One plant association (A. incana—Heracleum sosnowskyi) is not yet described for other regions of the European North of Russia.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893

© М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

## О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ *UMBELLIFERAE*, ОПИСАННЫХ Г. ВОЛЬФОМ, ИЗ СЕВЕРНОГО КИТАЯ

M. G. PIMENOV, E. V. KLYUYKOV. ON SOME *UMBELLIFERAE* SPECIES, DESCRIBED BY H. WOLFF FROM NORTHERN CHINA

Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Москва
Поступила 18.04.2001

Показано, что в синонимику *Rupiphila tachiroei* должны быть отнесены названия следующих видов, описанных из Северного Китая, — *Cnidium limprichtii* H. Wolff, *C. affine* H. Wolff, *Ligusticum elegans* H. Wolff, *Carum bretschneideri* H. Wolff, *C. sessilifolium* H. Wolff и *C. wolffianum* Fedde ex H. Wolff. Этот вид распространен от южной оконечности российского Дальнего Востока и Японии до Центрального Китая.
Ключевые слова: систематика, *Umbelliferae*.

Северный Китай не отличается большим разнообразием видов *Umbelliferae*, значительно уступая в этом отношении юго-западной и центральной частям страны. В базе данных ASIUM Ботанического сада Московского государственного ун-та (МГУ), в которой регистрируется информация о видах азиатских зонтичных и их распространении, сейчас для Северного Китая (провинции Внутренняя Монголия, Шэньси, Шаньси, Хэбэй, Шаньдун, Нинся-Хуэйский автономный р-н) числится 134 вида (47 родов), достоверно распространенных в регионе.

Однако с этой территории описано еще несколько видов, остающихся довольно загадочными. В основном они выделены немецким монографом Г. Вольфом (H. Wolff) по сборам Э. Бретшнейдера, H. Smith, W. Limpricht, Wawra и некоторых других коллекторов. Как это ни странно, его описания новых видов были опубликованы в 1922—1930 гг. почти без сравнения с видами, ранее описанными из этого региона его предшественниками и даже им самим. Некоторые из этих видов известны только по протологам и в дальнейшем никак не комментировались, в том числе и в капитальной сводке «Flora Republicae Popularis Sinicae».

В данной заметке мы хотим разобрать некоторые северо-китайские виды *Carum*, *Cnidium* и *Ligusticum*, описанные Г. Вольфом. Родовое отнесение видов не было достаточно аргументировано и представляется довольно произвольным, особенно если иметь в виду, что в карпологической части описания Вольфа весьма поверхностны. Современный анализ не выявляет в данной группе различий в строении плодов, кроме таких формальных, как число ложбиночных канальцев, и то в некоторых случаях.

Предметом нашего анализа являются 6 видов, а именно *Cnidium limprichtii* H. Wolff, *C. affine* H. Wolff, *Ligusticum elegans* H. Wolff, *Carum bretschneideri* H. Wolff, *C. sessilifolium* H. Wolff и *C. wolffianum* Fedde ex H. Wolff.

*Cnidium limprichtii* и *C. affine* были описаны (Wolff, 1922) по сборам W. Limpricht, которые хранились в Берлине (B) и, вероятно, погибли во время второй мировой войны. Позже G.-H. Leute (1970) предложил перенести *C. limprichtii* в род *Tilingia* Regel, но, видимо, он не изучал аутентичного материала. Название *C. affine* H. Wolff

(1922), описанного из гор Ву-тай-шань, является поздним омонимом *C. affine* C. A. Mey. с Кавказа и в любом случае (например, как базионим) не может быть сохранено. Поэтому M. Hiroe (1979) предложил заменяющее название *C. wolffii* M. Hiroe. Что же касается самого Вольфа, то в работе 1926 г. (Wolff, 1926) он, ссылаясь на стр. 451 описания 1922 г., называет растение не *C. affine*, а *Ligusticum affine* и приводит иной, нежели типовой лист W. Limpricht, гербарный материал (сборы H. Smith из гор Ву-тай-шань), давая также дополнительное описание плодов. Leute (1970) рассматривает эту часть работы Вольфа как описание отдельного вида *L. affine* H. Wolff, который он предположительно считает близким к роду *Tilingia* (*Cnidium affine* H. Wolff этот автор никак не комментирует). Но и название *L. affine* H. Wolff (1926) оказывается поздним омонимом *L. affine* A. Nelson (1901) из Северной Америки. В отношении этих 2 видов *Cnidium* мы можем опереться только на описания Вольфа, впрочем, довольно подробные.

*Ligusticum elegans* H. Wolff описан по сборам H. Smith с тех же гор Ву-тай-шань (Wolff, 1926). В дальнейшем он упоминался только в работе Leute (1970), где было отмечено, что вид, возможно, надо было бы перенести в *Tilingia*. Соответствующей комбинации предложено не было, как и в случае с «*L. affine* H. Wolff».

*Carum bretschneideri* H. Wolff был описан в следующем году (Wolff, 1927) по нескольким сборам, которые являются синтипами: «Peking, E. Bretschneider», «Peking, Schindler, 179, 500» и «Berge bei Tachiaosse, O. von Moellendorff», судьбы и локализация которых неизвестны. Это единственный из рассматриваемых видов, который несколько раз цитировался в дальнейшем как самостоятельный (Shan RenHwa, 1940; Kitagawa, 1960; Pu FaTing, 1985; He, Fan, 1988). Shan считал вид близким к *C. carvi* и *C. buriaticum* и отметил его отличие от этих 2 видов. M. Kitagawa (1979) указал вид для Северо-Восточного Китая («Монгольский район Маньчжурии»); неясно, однако, с каким материалом они оба имели дело.

*Carum sessilifolium* H. Wolff был описан из центральной и южной частей провинции Шанси по сборам H. Smith; описание опубликовано уже после смерти Вольфа (Wolff, 1930). В литературе ссылок на это название нам найти не удалось. Изосинтип вида был изучен нами в PE, другой изотип хранится в S, а основной материал, вероятно, в UPS. Пекинский экземпляр достаточен, чтобы прийти к определенным выводам о его идентичности *C. sessilifolium*.

В 1930 г. (Wolff, 1930) было опубликовано описание *Carum wolffianum* Fedde ex H. Wolff. Вид описан по сборам S. S. Chien (№ 123) из провинции Чи-ли (ныне Хэбэй), без указания точного местонахождения, и последующими исследователями не упоминался. Местонахождение типа неизвестно, и о виде можно судить только по описанию.

Используя довольно детальные описания Вольфа и доступный нам гербарный материал, мы составили следующую сравнительную таблицу признаков видов (см. таблицу), включив в нее также довольно широко распространенный в этой части Восточной Азии (Приморье, Корея, Япония, СВ, С и Центральный Китай) вид *Rupiphila tachiroei*, с которым у нас были основания сопоставлять все упомянутые выше таксоны. Обширная синонимика последнего вида дается ниже.

Анализ таблицы показывает, что между всеми включенными в нее объектами нет существенных различий. Небольшие расхождения есть только в формулировках, которые переведены из оригинальных диагнозов. Поэтому мы делаем вывод, что все разбираемые в данной заметке названия растений относятся к одному виду — *Rupiphila tachiroei* (Пименов и др., 1986), имевшему и без того довольно обширную синонимику. Это скальное небольшое растение с изящными тонко рассеченными листьями хорошо гербаризируется. Отсюда несколько независимых описаний вида под разными названиями. То, что синонимика существенно расширяется за счет комбинаций, предложенных в разных родах, тоже понятно — вид не укладывался в прокрустово ложе традиционных родов *Cnidium*, *Ligusticum*, *Seseli*, *Tilingia*, в то же время имея отдельные признаки каждого из них. Он был выделен в отдельный род, остающийся до сих пор монотипным.

Сравнительная таблица признаков изученных растений

| Объекты изучения | *Rupiphila tachiroei* | *Carum bretschneideri* | *Carum sesselifolium* | *Cnidium affine* | *Carum wolffianum* | *Cnidium limprichtii* | *Ligusticum elegans* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Корни | Слегка утолщенные, от основания пальчато-ветвистые | Не описаны | Несколько утолщенные | Не описаны | Не описаны | Несколько утолщенные, слегка одревесневающие | Не описаны |
| Стебли | 1—2, полые, 15—30 см выс. | 1—2, вверху ветвистые | Одиночные, 30 см выс., маловетвистые | Одиночные, 25 см выс. | Несколько, 40 см выс., от основания ветвистые | 1—несколько, 20 см выс., восходящие | Одиночные, 70 см выс., полые |
| Листовая пластинка | 3—4-перисторассеченная | 3-перисторассеченная | 3-перисторассеченная | 3—4-перисторассеченная | 3-перисторассеченная | 3-перисторассеченная | 4—5-перисторассеченная |
| Базальные первичные сегменты листьев | На черешочках 1—1.5 см дл. | На черешочках 1 см дл. | На черешочках | На черешочках 1.5 см дл. | На черешочках 1—1.5 см дл. | На черешочках 1 см дл. | На черешочках |
| Конечные доли листьев | 3—15(18) мм дл., 0.3—1 мм шир. | 5 мм дл., 1 мм шир. | 10 мм дл., 0.5—0.7 мм шир. | 3—5 мм дл., 0.3—0.5 мм шир. | 5 мм дл., 1—1.5 мм шир. | 7 мм дл., 0.5 мм шир. | 5 мм дл., 1 мм шир. |
| Листочки обертки | 2—7, линейные, по краю белоокаймленные, обычно опадающие | 0—2 | 3—5, линейные, белоокаймленные | 4—5, ланцентно-линейные | 8—10, линейные, белоокаймленные | 4—5, узколинейные | 5—6, узколинейные |
| Лучи зонтика | 5—12 | 8—10 | 5—7 | 5—7 | 6—8 | 5—9 | до 12 |
| Листочки оберточки | 5—12, линейные или нитевидные | 8—10, узколинейные, белоокаймленные | 3—5, линейные | 4—5, ланцентно-линейные | 10, линейно-ланцентные, белоокаймленные | 4—5, узколинейные | 5—6, узколинейные |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Цветки | 6—12 | 15—25 | 15—20 | 15—20 | 10—15 | 10—15 | Много |
| Зубцы чашечки | Хорошо заметные, треугольные, ланцетные | Хорошо заметные, узкие | Хорошо заметные, узкотреугольные | Хорошо заметные | Хорошо заметные | Заметные | Заметные, широкотреугольные |
| Подстолбия | Конические или короткоконические | Конические | Короткоконические | Короткоконические | Не описаны | Конические | Короткоконические |
| Ребра плода | Узкокрыловидные | Нитевидные | Короткокрыловидные | Плоды незрелые | Нитевидные (плоды незрелые) | Широкотреугольные | Ширококрыловидные |
| Секреторные канальцы | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре | Не описаны | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре | Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре |
| Плоды (форма) | 3—4.5 мм дл., продолговатые | 3 мм дл., яйцевидно-продолговатые | Яйцевидно-продолговатые | Не описаны | Не описаны | 2.5 мм дл., продолговато-овальные | 5 мм дл., продолговато-овальные |

*Rupiphila tachiroei* (Franch. et Sav.) Pimenov et Lavrova, 1986, in Bull. Soc. Nat. Mosc., div. biol. 91, 2 : 92; Pimenov, 1987, in Pl. Vasc. Or. Extr. Ross. 2 : 242. = *Seseli tachiroei* Franch. et Sav., 1878, in Enum. Pl. Jap. 2 : 373; Yabe, 1902, in J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo 16, 4 (Rev. Umbell. Jap.): 59; Kom. 1907, in Acta Horti Petrop. 25 (Fl. Mansh. 3): 150. = *Cnidium tachiroei* (Franch. et Sav.) Makino, 1906, in Bot. Mag. Tokyo 20 : 94; Nakai, 1952, in Syn. Sk. Kor. Fl.: 87; Lee Thang Bok, 1985, in Illustr. Fl. Korea: 585, fig. 2331 = *Tilingia tachiroei* (Franch. et Sav.) Kitag., 1937, in Bot. Mag. Tokyo 51 : 656; Ohwi, 1953, in Fl. Jap.: 852; Hara, 1954, in Enum. Sperm. Jap. 3 : 327; Kitag. 1960, in Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo) 5, 1 (46) : 34; Liou T. N. et Huang, 1977, in Fl. Pl. Herb. Chin. Bor.-Orient. 6 : 237, tab. 96, fig. 6—8; Ma YuChuan, 1979, in Fl. Intramong. 4 : 181, tab. 83, fig. 5—8; Kitag. 1982, in Satake et al., Wild Flowers Japan 2 : 285, tab. 260—4; Cheng GuanYing, 1988, in Li ShuXin (ed.), Fl. Laoningica 1 : 1357, tab. 595; V. M. Vinogr. 1994, in Plantae As. Centr. 10 : 96. = *Ligusticum tachiroei* (Franch. et Sav.) M. Hiroe et Constance, 1958, in Univ. Calif. Publs Bot. 30, 1 (Umbell. Japan): 74, fig. 38; M. Hiroe, 1979, in Umbell. World: 1054, Fu KunTsun, 1981, in Fl. Tsinling. 1, 3 : 419; Chang HoTseng, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 2 : 242, tab. 99, fig. 1—5; S. Y. He et W. T. Fan, 1988, in Fl. Hebeiensis 2: 271, fig. 1175; Qiang Sheng, 1988, in Fl. Anhui 3 : 630, fig. 1676; Pu FaTing, 1991, in Acta Phytotax. Sin. 29, 6 : 537; Chang YuHua, 1993, in Qui BaoLin (ed.), Fl. Zhejiang 4 : 372, fig. 466. (Holotypus: Japan «Mt. Asama, prov. Kozuke. L. Savatier, 3790» — holo — P?) = *Ligusticum koreanum* H. Wolff, 1921, in Feddes Repert. 17 : 154; M. Hiroe, 1959, in Acta Phytotax. Geobot. 18 : 19, p.p. (Holotypus: Korea «Hallaisan, in rupestribus, 2000 m. E. Taquet, 108») = *Cnidium limprichtii* H. Wolff, 1922, in Feddes Repert. Beih. 12 (Limpr. Bot. Reise Hochgeb. China Ost-Tibet): 451. = *Tilingia limprichtii* (H. Wolff) Leute, 1970, in Ann. Naturhist. Mus. Wien 74 : 511. (Holotypus: China «Schanhsi: Felsen des Tschwang ling zwischen Yi ma ling und Ling tsiu, 1600 m. W. Limpricht, 637» — holo — B, destr.?). = *Cnidium affine* H. Wolff, 1922, in Feddes Repert. Beih. 12 (Limpr. Bot. Reise Hochgeb. China Ost-Tibet): 451, non C. A. Mey. = *C. wolffii* M. Hiroe, 1979, in Umbell. World: 1325. (Holotypus: China «Tschili: Hsiao Wu Tai Schan, felsige Abhange oberhalb des Passes Hsien miao ling bei Li yi orl, 2200 m. W. Limpricht, 545» — B, destr.?). = *Ligusticum elegans* H. Wolff, 1926, in Acta Horti Gothob. 2 : 312. (Holotypus: China «Chili: Hsiao-wu-tai-shan, Yang-kia-p'ing, Hsi-lin, ca. 2200 m. 01.09.1921. H. Smith, 1167» — GB). = *Carum bretschneideri* H. Wolff, 1927, in Engl. Pflanzenreich 90 (IV, 228) : 369; Shan RenHwa, 1940, in Sinensia 11, 1—2 : 165; Kitag. 1960, in Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo) 5, 1 (46) : 13; Pu FaTing, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 2 : 28, tab. 9, fig. 6—11; S. Y. He et W. T. Fan, 1988, in Fl. Hebeiensis 2 : 256. (Syntypi: China «Peking. E. Bretschneider», «Peking. Schindler, 179, 500», «Berge bei Tachiaosse. O. von Moellendorff»). = *Carum sesselifolium* H. Wolff, 1930, in Feddes Repert. 27 : 303. (Syntypi: China «Shansi centralis: Chich-hsieh-Distr., Mien-shan, in rupibus muscosis umbrosis, ca. 1500 m s. m. 03.10.1924. H. Smith, 7827» — UPS, iso — PE!, S; «Shansi australis: Yuan-chu-Distr., Shui-wang-ping, in prato alpino herboso ca. 2400 m s. m. 24.07.1924. H. Smith, 6531» — UPS?). =*Carum wolffianum* Fedde ex H. Wolff, 1930, in Feddes Repert. 27 : 303. (Typus: China «Tchili. S. S. Chien, 123»). = *Cnidium filisectum* Nakai et Kitag., 1934, in Rep. First Sci. Exped. Manch. sect. 4, 1 : 35, tab. 11. = *Tilingia filisecta* (Nakai et Kitag.) Nakai et Kitag., 1937 in Bot. Mag. Tokyo 51 : 656; Kitag. 1960, in Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo) 5, 1 (46) : 34. = *Ligusticum filisectum* (Nakai et Kitag.) M. Hiroe, 1958, in Umbell. Asia 1 : 105; = *Ligusticum tachiroei* (Franch. et Sav.) M. Hiroe et Constance var. *filisectum* (Nakai et Kitag.) S. Y. He et W. T. Fan, 1988, in Fl. Hebeiensis 2 : 272. (Holotypus: China «In declivitate aprica montis prope Hsing-lung 31.08.1933. T. Nakai, M. Honda, M. Kitagawa» — holo — TI).

Распространение: Россия (Приморский край), Китай (Северный: Внутренняя Монголия, Шаньси, Хэбэй, Шаньдун; Северо-Восточный: Цзилинь, Ляонин; Центральный: Хэнань, Чжецзян); Корея, Япония (о. Хонсю).

## Благодарности

Данная работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Национального Географического Общества (the NGS, США).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Пименов М. Г., Тихомиров В. Н., Лаврова Т. В.* Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (*Umbelliferae — Apioideae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 90—99.

*He S. Y., Fan W. T. Umbelliferae* // Flora Hebeiensis. 1988. Vol. 2. P. 238—286.

*Hiroe M. Umbelliferae* of World. Tokyo, 1979. 2128 p.

*Kitagawa M.* Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea, Manchuria // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1960. Vol. 5. N 1(46). P. 1—35.

*Kitagawa M. Umbelliferae* // Neo-Lineamenta Florae Manchuricae. Vaduz, 1979. P. 473—490.

*Leute G.-H.* Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). II Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1970. Bd 74. S. 457—519.

*Nelson A.* New plants from Wyoming. XIII // Bull. Torr. Bot. Club. 1901. Vol. 28. P. 223—235.

*Pu FaTing. Carum* L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1985. Vol. 55. Pt 2. P. 24—30.

*Shan RenHwa.* Studies of *Umbelliferae* of China. III (*Apioideae*: *Ammineae—Carineae*) // Sinensia. 1940. Vol. 11. N 1—2. P. 137—174.

*Wolff H. Umbelliferae*. In: W. Limpricht, Botanische Reisen in der Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets // Feddes Repert. Beih. 1922. Bd 12. S. 447—453.

*Wolff H.* Plantae sinenses, XVI. *Umbelliferae* // Medd. Goteb. Bot. Trad. (Acta Horti Gothob.). 1926. Vol. 2. S. 289—328.

*Wolff H. Carum* // A. Engler. Das Pflanzenreich. 1927. Bd 90. Hf IV (228). S. 143—167.

*Wolff H. Umbelliferae* asiaticae novae relictae. III // Feddes Repert. 1930. Bd 27. S. 301—335.

## SUMMARY

It was shown that the following *Umbelliferae* species names are to be reduced to a synonymy of *Rupiphila tachiroei* — *Cnidium limprichtii* H. Wolff, *C. affine* H. Wolff, *Ligusticum elegans* H. Wolff, *Carum bretschneideri* H. Wolff, *C. sessilifolium* H. Wolff, and *C. wolffianum* Fedde ex H. Wolff. The species *Rupiphila tachiroei* is distributed from the southern extremity of the Russian Far East and Japan to the Central China.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.314)

© И. В. Вахромеев,[1] А. А. Линьков,[2] П. С. Серегин[3]

## НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. VAKHROMEEV, A. A. LINKOV, P. S. SEREGIN. NEW AND RARE PLANTS OF THE VLADIMIR REGION

[1] Ковровская государственная технологическая академия
Ковров Владимирской обл.
[2] Городская станция юннатов
Владимир
[3] Владимирский государственный педагогический университет
Владимир
Поступила 23.11.2000

Сообщается о новых флористических находках и редких видах, найденных на территории Владимирской обл. в 1995—2000 гг.
Ключевые слова: флористические находки, Владимирская обл.

При проведении флористических исследований во Владимирской обл. в 1995—2000 гг. выявлены редкие и новые для местной флоры виды.

*Cypripedium guttatum* Sw. Указывался несколькими исследователями для окр. г. Владимира и центральной части Владимирской губернии в дореволюционный период (Цингер, 1886; Флеров, 1902; Казанский, 1904). Позднее, в течение длительного времени, не обнаруживался и считался исчезнувшим из флоры области (Определитель..., 1986). Найден в Судогодском р-не (сосняк в 4 км к востоку от поселка им. Воровского) (А. Линьков, 10 VI 2000).

*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova (*D. longifolia* (Neuman) Aver.). Новый вид для флоры Владимирской обл. Известно 1 местонахождение в Ковровском р-не (сырой луг вдоль правого заболоченного притока р. Нерехты в 1.5 км к северу д. Макарово) (И. Вахромеев, 22 VI 1998). Видимо, на территории области распространен шире.

*D. elodes* (Griseb.) Aver. (*D. maculata* (L.) Soó subsp. *elodes* (Griseb.) Soó). Новый для флоры области вид. Обнаружено несколько местонахождений (Ковровский р-н, сфагновый бор в 28-м кв. Клязьминского лесничества, 300 м восточнее лесной дороги, И. Вахромеев, 13 VII 1999; Вязниковский р-н, Клязьминско-Лухский государственный заказник, опушка сосняка на границе с осоково-сфагновым болотом в 3 км севернее оз. Печхар) (И. Вахромеев, Н. Вавилова, А. Лукьянов, 25 VI 2000).

*D. traunsteineri* (Saut.) Soó. Редкий для Владимирской обл. вид. Небольшая ценопопуляция найдена на территории Клязьминско-Лухского государственного заказника в Вязниковском р-не (верховое болото, в 3.5 км северо-восточнее оз. Печхар (И. Вахромеев, Н. Вавилова, А. Лукьянов, 25 VI 2000).

*Malaxis monophyllos* (L.) Sw. Последние гербарные сборы этого вида во Владимирской обл. относятся к 1912 г. (Определитель..., 1986). Другие сведения о находках

(Путеводитель..., 1971) не подтверждены гербарными сборами. Отмечен в 2 пунктах: Судогодский р-н, в 4 км южнее с. Картмазово, смешанный лес вдоль северо-западного и южного обрывов известняковых разработок «Дюкинского карьера» (И. Вахромеев, 09 VII 2000); Селивановский р-н, окр. с. Тучково, молодой саженный сосняк в 200 м к северу от полевой дороги (А. Линьков, Н. Орлова, 11 VII 2000).

*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. Ранее указывался для левобережной части Владимирской губернии (Казанский, 1904). В правобережной части отмечался в Гусь-Хрустальном р-не (Путеводитель..., 1971), однако сведения не подтверждены гербарными сборами.

До последнего времени имелись достоверные данные только о нескольких местонахождениях на территории области в Ковровском р-не и пограничных территориях Ивановской обл. (Вахромеев, 2000).

Летом 2000 г. найдены 4 крупные ценопопуляции в Судогодском р-не: молодой сосняк по северному краю старых известняковых выработок в 0.5 км к востоку от д. Непейцино (А. Линьков, Н. Орлова, П. Серегин, 20 VII 2000); смешанный лес вдоль южного и восточного обрывов старых известняковых разработок «Дюкинского карьера» в 4 км южнее с. Картмазово (А. Линьков, Н. Орлова, П. Серегин, 20 VII 2000; И. Вахромеев, 08 VIII 2000); сосняк в 4 км к востоку от поселка им. Воровского (А. Линьков, 10 VII 2000); смешанный лес в долине р. Марса в 0.5 км к западу от д. Костенец (А. Линьков, П. Серегин, 19 IX 2000).

Несомненно, вид распространен шире.

*Orchis militaris* L. Относительно данного вида имелись старые указания для северо-западной части Владимирской губернии (Флеров, 1902). Выявлено 1 достоверно известное местонахождение в Ковровском р-не (сложный бор по склону коренного берега р. Клязьмы в 2 км к северо-востоку от д. Гужиха, одиночные растения или небольшие группы) (И. Вахромеев, 22 VII 1997, 23 VI 1998).

*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte. Имеются указания на находки этого вида (вместе с *C. marschalliana*) в диссертационной работе Л. И. Красовского «Растительность лесов Владимирского Ополья» (1948). В 2000 г. вид отмечен в тех же местах, что и указывался Красовским (Юрьев-Польский р-н, склон оврага по опушке широколиственного леса в 1 км южнее с. Небылое) (И. Вахромеев, 26 V 2000). Находка лесостепного вида в Ополье интересна в аспекте дискуссии, продолжающейся уже не одно десятилетие, по поводу происхождения данного интересного естественно-географического района области.

### Заносные виды

*Glycyrrhiza glabra* L. Новый для области вид. Известен в качестве заносного в соседних областях (Московская и Ивановская) (Определитель..., 1995). Обнаружен на склоне ж.-д. насыпи в черте г. Коврова на участке ст. Ковров—остановка 253 км (И. Вахромеев, 01 VII 1999). Здесь солодка встречается в большом количестве. Появление, возможно, связано с заносом по железной дороге или натурализацией из прилегающих садоводческих товариществ.

*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. Новый вид во флоре Владимирской обл. Пока был известен только в соседних областях (Московская и Рязанская) (Определитель..., 1987; Игнатов и др., 1990). Обнаружен у обочины дороги в г. Камешково в 100 м от восточной границы города (И. Вахромеев, 02 X 1999), а также на станции Боголюбово у ж.-д. путей (И. Вахромеев, 22 IX 2000). Вид интенсивно распространяется вдоль путей сообщения, поэтому в ближайшем будущем не исключены новые находки этого вида на территории области.

*Bromus japonicus* Thunb. Последние указания на находки этого вида на территории области относятся к 1923 г., когда он отмечался в песчаном карьере вблизи г. Ковров (Определитель..., 1986). Повторно обнаружен в г. Ковров на улице под автодорожным мостом через р. Клязьму (И. Вахромеев, 17 VI 2000).


## Благодарности

Авторы выражают признательность главному научному сотруднику БИН профессору Н. Н. Цвелёву за помощь в определении целого ряда видов.


## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Вахромеев И. В.* Дополнения к флоре Мещеры из северо-восточной части Владимирской области // Флора Владимирской обл. / Под ред. В. И. Вахромеева, Г. В. Есяковой. Владимир, 2000. Вып. 1. С. 19—31.

*Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В.* Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской обл. М., 1990. С. 5—105.

*Казанский Н. А.* Список растений окрестностей губернского города Владимира и его уезда // Тр. Владимирского общ-ва любителей естествознания. Владимир, 1904. Т. 1. Вып. 3. С. 1—42.

*Определитель* растений Мещеры / К. В. Киселева, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева, В. Н. Тихомиров, А. В. Чичев. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; М., 1987. Ч. 2. 212 с.

*Определитель* сосудистых растений центра Европейской России / А. И. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. М., 1995. 2-е изд. 560 с.

*Путеводитель* ботанических экскурсий по Владимирской области. Владимир, 1971. Ч. 1. 168 с.

*Флеров А. Ф.* Флора Владимирской губернии. М., 1902. Ч. 1. 338 с.; Ч. 2. 76 с.

*Цингер В. Я.* Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1886. 520 с.



## SUMMARY

During botanic researches carried out since 1995 in the Vladimir Region, new or formerly considered as extinct plant species are recorded: *Cypripedium guttatum* Sw., *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *D. elodes* (Griseb.) Aver., *D. traunsteineri*, *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Orchis militaris* L. In total 6 new and 5 rare (formerly considered as extinct) species were recorded for the region.


---


УДК 582.542.2 : 582.594.2 (571.663) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1



© О. А. Мочалова


# *CAREX CIRCINATA* (*CYPERACEAE*), *LISTERA CONVALLARIOIDES* (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)

O. A. MOCHALOVA. *CAREX CIRCINATA* (*CYPERACEAE*) AND *LISTERA CONVALLARIOIDES* (*ORCHIDACEAE*), NEW NORTH AMERICAN SPECIES FOR BERING ISLAND (COMMANDER ISLANDS)


Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан


Поступила 18.12.2000



Сообщается о находке на о. Беринга (Командорские о-ва) 2 североамериканских видов — *Carex circinata* C. A. Mey. и *Listera convallarioides* (Sw.) Nutt., ранее указывавшейся для Командор E. Hultén. Приводятся сведения об их распространении и обилии.



Ключевые слова: флористические находки, Командорские о-ва, *Carex circinata*, *Listera convallarioides*.

Командорские о-ва, расположенные в северной части Тихого океана и являющиеся западной оконечностью Алеутской дуги, находятся на расстоянии около 175 км от Камчатки между 55°25′ и 54°31′ с. ш., 165°04′ и 168°00′ в. д. Начало их ботанического изучения было положено Г. Стеллером еще в середине XVIII в. С тех пор острова неоднократно посещались ботаниками: основные итоги исследования флоры и растительности были опубликованы В. Н. Васильевым (1957) и E. Hultén (1960), монографии которых до настоящего времени остаются наиболее полными сводками по сосудистым растениям этих островов.

В ходе ботанических исследований летом в 1999—2000 гг. на о. Беринга (Командорские о-ва) были собраны 2 новых для флоры России североамериканских вида *Carex circinata* C. A. Mey. и *Listera convallarioides* (Sw.) Nutt. Образцы хранятся в гербарии Института биологических проблем Севера (ИБПС), г. Магадан (MAG), дублеты переданы в Биолого-почвенный ин-т (БПИ), г. Владивосток (VLA) и в Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Для *Carex circinata* и *Listera convallarioides* о. Беринга является самым западным местонахождением.

*Carex circinata* C. A. Mey. (1831, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 1 : 209, tab. 6). — Осока завитая. Впервые образец *C. circinata* был собран на о. Беринга в 1999 г. («хребет водораздела между бухтами Бобровая и Шипицинская. Около выходов коренных пород на хребте в нескольких км от моря, 12 VII 1999. О. Мочалова»). Этот образец был идентифицирован А. Е. Кожевниковым (БПИ). По данным 2000 г., вид встречается по наиболее высоким (400—600 м над ур. м.) щебнистым гольцам на юге о. Беринга нередко южнее бухт Шипицинская—Непропусковая, гораздо реже — чуть севернее (до водораздела рек Бобровая—Шипицинская); севернее данного водораздела пока не обнаружен. Видимо, может быть найдет на о. Медном. Цветет (по данным 2000 г.) в конце июля. Предпочитает мелкощебнистые гольцы с выходами коренных пород.

О возможности нахождения этого вида на Чукотке и Анадыре указывал В. И. Кречетович (1935 : 295—296) во «Флоре СССР». Там же имеется описание этой осоки. Приведем диагноз, дополнив его признаками, приводимыми E. Hultén (1968) и C. L. Hitchcock, A. Cronquist (1990).

Светло-зеленое растение, образующее плотную розетку, имеет слабоползучее корневище. Стебель немного изогнутый, шероховатый, жесткий, 5—20 см выс. (наши образцы в фазе плодоношения 5—13 см выс.). Листья узкие 0.5—1 (1.3) мм шир., спирально завернутые, со светло-коричневыми влагалищами, равные по длине стеблю, слабошероховатые, наверху нередко закрученные кольцами. Колоски узкие, андрогинные (с тычиночными цветками наверху). Пестичная часть колоска более или менее рыхлая, чешуи продолговато-яйцевидные, ланцетные, 4.5—6 мм дл., коричневые, наверху притупленные, короче мешочков с зеленоватым хохолком по средней жилке. Мешочки ланцетные, неяснотрехгранные 3.7—4.5 (5.7) мм дл., зеленовато-желтые, без жилок, с удлиненным коническим слабошероховатым (мелкопильчатым) носиком. Рылец (2) 3. Орешек продолговато-яйцевидный, 3-гранный, до 3 мм дл., при основании без осевого придатка.

*C. circinata* — североамериканский вид, распространенный на приморских склонах от Омахи до Аляски и Алеутских о-вов. Описана с о. Уналашки (Алеутские о-ва), растет по каменистым местам в горах от 1 тыс. м. E. Hultén (1960, 1968) приводит ее для всех Алеутских о-вов, однако на Командорских о-вах не отмечает. Т. В. Егорова (1999) указывает на возможность нахождения *C. circinata* на нашей территории, со ссылкой на В. И. Кречетовича (1935). *C. circinata* является типовым видом секц. *Circinatae* Meinsh., 2 вида из которой встречаются на Дальнем Востоке (Егорова, 1999).

*Listera convallarioides* (Sw.) Nutt. — Тайник ландышевидный. Впервые был собран на о. Беринга: «долина р. Перегребная в нескольких км от устья, прирусловой высокотравный ивняк, 14 VII 2000. О. Мочалова». (Определение вида подтверждено

В. В. Якубовым (БПИ)). *Listera convallarioides* распространена в центральной и южной частях о. Беринга, где встречается по долинам большинства рек. Она обычна на восточном побережье (реки Половина, Командор, Передовая, Перегребная), а на западном — редка (реки Бобровая, Лисинская). Растет в высокотравных долинных ивняках (из *Salix alaxensis* и *S. lanata*), преимущественно на более влажных, максимально затененных участках. Цветет в июле, имеет короткий вегетационный период.

В российских «флорах» описание этого вида не найдено (Невский, 1935; Определитель..., 1981; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Однако у Hultén (1960, 1968) тайник ландышевидный указан для Командорских о-вов на картах ареалов. Приведем описание этого вида согласно Hultén (1968) и C. L. Hitchcock, A. Cronquist (1990), H. A. Gleason, A. Cronquist (1993).

Растения 10—15 (20) см выс. Корневище тонкое, ползучее. Стебель прямой, тонкий, слегка железисто опушенный с 2 супротивными листьями около середины. Листья светло-зеленые, овальные или широкоовальные, тупые, 2.5—5 см дл. и 2—3 см шир., обычно равны или длиннее соцветия. Соцветие малоцветковое, кистевидное. Прицветники мелкие, овально-ланцетные, железистые. Цветки желтовато-зеленые на цветоносах 3—5 мм дл., листочки околоцветника 4—5 мм дл., боковые лепестки 4—5 мм дл., отогнутые. Губа зеленоватая, полупрозрачная, обычно горизонтальная, 9—10 мм дл., реснитчатая по краю, на конце около 5 мм шир., раздвоенная с выемкой между лопастями. С каждой стороны при основании губы имеются очень мелкие зубчики, незаметные при малом увеличении. Колонка 3—3.5 мм дл., железистая.

Вид *Listera convallarioides*, описанный из Северной Америки, распространен от Аляски до Ньюфаундленда, на юге — до Калифорнии и Колорадо, растет во влажных местообитаниях. Приводится Hultén (1960, 1968) для Алеутских и Командорских о-вов. С. К. Черепанов (1995) указывает *Listera convallarioides* (Sw.) Torr. для Дальнего Востока, видимо, на основании указаний Hultén.

## Благодарности

Пользуясь случаем, выражаю благодарность А. Е. Кожевникову и В. В. Якубову за помощь в определении гербарного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Васильев В. Н.* Флора и палеогеография Командорских островов. М., 1957. 402 с.

*Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

*Вышин И. Б.* Сем. Ятрышниковые, Орхидные — *Orchidaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301—339.

*Егорова Т. В.* Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб., 1999. 772 с.

*Кречетович В. И.* Род *Carex* // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 295—296.

*Невский С. А.* Род *Listera* // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 611—617.

*Определитель* сосудистых растений Камчатской области / Отв. ред. С. С. Харкевич. М., 1981. 411 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

*Gleason H. A., Cronquist A.* Manual of vascular plants of northern United States and adjacent Canada (Sec. Edit.). N. Y., 1993. 910 p.

*Hitchcock C. L., Cronquist A.* Flora of the Pacific Northwest. Seatle, London, 1990. 730 p.

*Hultén E.* Flora of the Aleutian Islands. Stockholm, 1937. 1960. 2d ed. Weinsh. Bergstr.

*Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford University Press. Stanford, California, 1968. 1008 p.

## SUMMARY

*Carex circinata* C. A. Mey. and *Listera convallarioides* (Sw.) Nutt. have been recorded for the Bering Island (Commander Islands), the Far East of Russia. They are new North American species for the flora of Russia.

# ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 582

© Г. Б. Гаврилова,[1] В. В. Никитин,[2] Т. В. Егорова,[3] Н. Н. Цвелёв[4]

## ПАМЯТИ ЛАЙМЫ ВЕРНЕРОВНЫ ТА́БАКА (16 X 1924—13 VII 2000)

G. B. GAVRILOVA, V. V. NIKITIN, T. V. EGOROVA, N. N. TZVELEV. IN MEMORIAM: LAIMA VERNEROVNA TÁBAKA (16 X 1924—13 VII 2000)

[1] Лаборатория ботаники, Институт биологии Латвийского университета, ул. Миера, 3, Саласпилс LV-2169, Латвия. Тел.: 8-10371-2-945438; e-mail: botanica@email.lubi.edu.lv
[2] Отдел Гербарий, БИН РАН, ул. Проф. Попова, 2, 197376 С.-Петербург, Россия. Тел.: 8-812-2342236; e-mail: nikitin@herb.bin.ras.spb.ru
[3] Отдел Гербарий, БИН РАН, ул. Проф. Попова, 2, 197376 С.-Петербург, Россия. Тел.: 8-812-2342236; e-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru
[4] Отдел Гербарий, БИН РАН, ул. Проф. Попова, 2, 197376 С.-Петербург, Россия. Тел.: 8-812-2342236; e-mail: tzvelev@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 11.09.2001

13 июля 2000 г. в г. Риге на 75-м году жизни скончалась Лайма Вернеровна Та́бака, известный латвийский и советский ботаник, выдающийся исследователь флоры и растительности Латвии, заслуженный деятель науки Латвии («Доктор Emeritus»).

Л. В. Та́бака родилась в 1924 г. в г. Ленинграде в семье известного геолога Вернера Мелналксниса. В этом городе она провела детство и школьные годы, вместе с ним пережила и тяжелые годы блокады. После окончания ленинградской средней школы № 272 она в 1944 г. поступила на биологический факультет Латвийского государственного ун-та, который закончила в 1949 г. по специальности ботаника. Аспирантуру Л. В. проходила на кафедре геоботаники биолого-почвенного факультета Московского государственного ун-та им. М. В. Ломоносова (МГУ). Диссертационная работа на соискание ученой степени кандидата биологических наук была выполнена под руководством проф. С. С. Станкова и проф. С. Н. Тюремнова. Она была посвящена исследованиям растительности, стратиграфии и генезису олиготрофных болот Приморской низменности Латвии и защищена в МГУ в 1954 г. В 1950-е годы тема диссертации считалась закрытой, но и до сих пор является недоступным автореферат диссертации. Кроме того, лишь часть содержащихся в диссертации материалов опубликована.

Начиная с 1953 г. и до конца жизни вся научная работа Л. В. проходила в Институте биологии Академии наук Латвии, расположенном в пригороде Риги — Саласпилсе. Направление научных интересов в большой степени формировалось под влиянием научной деятельности отца — геолога и географа. Под его влиянием в работе Л. В. получила развитие природоландшафтная тематика, изучение флоры и растительности различных территориальных единиц и ее картирование.

Первая научная работа Л. В. в Институте была связана с геоботаническим картированием территории Латвии и вначале проходила под руководством д.б.н. Галины Сергеевны Сабардиной. Однако уже с 1960-х годов Л. В. становится основным исполнителем этой огромной работы. В результате проведенных исследований была завершена инвентаризация современного растительного покрова, проведены исследования отдельных типов растительности и составлена геоботаническая карта

Латвии, представляющая собой часть геоботанической карты Прибалтики. На основе полученных данных под руководством Л. В. было проведено геоботаническое районирование Латвии. К сожалению, основная и самая ценная, в масштабе 1 : 200 000, геоботаническая карта осталась неопубликованной из-за ограниченной в то время возможности публикации точных и крупномасштабных карт. Оригинал карты хранится в Лаборатории ботаники Института биологии, и его до сих пор используют многие исследователи растительности Прибалтики.

В этот период Л. В. было написано много научных статей, посвященных вопросам районирования и инвентаризации растительности Латвии, изданы несколько мелкомасштабных карт растительности и геоботанического районирования. Особый интерес Л. В. проявляет к изучению болотной и лесной растительности, вопросам типологии латвийских верховых болот, а также видовому составу исследованных растительных сообществ. В это время многие исследования были выполнены совместно с Корнелией Биркмане — известным в Латвии ботаником, однокурсницей Л. В., с которой Л. В. связывали многие годы совместной научной работы и длительные летние экспедиции.

В 1972 г. ботаники Института биологии под руководством Л. В. начинают научно-исследовательскую работу по теме «Флора сосудистых растений Латвии». Л. В. создает новую группу исследователей, которые, работая вместе с ней, также становятся увлеченными флористами. Планомерно изучается и критически пересматривается состав региональной флоры, выявляются тенденции изменения флоры под влиянием антропогенной деятельности. Сама Л. В. занимается изучением систематики слабо изученных на территории Латвии родов *Ranunculus*, *Batrachium*, *Trifolium*, *Vicia*, *Medicago*. Л. В. выполняет и обработку сем. *Callitrichaceae*. В это время Л. В. становится одним из лучших специалистов по флоре Латвии в целом, но особенно она увлекается растениями болотных и лесных биотопов, а также адвентивной флорой городов и железных дорог. В гербарных фондах Института биологии (LATV) хранятся 15 000 собранных Л. В. гербарных образцов, среди которых много редких и целый ряд новых для флоры Латвии и Балтийского региона таксонов.

Во флористических исследованиях особое внимание Л. В. уделяет хорологии флоры Латвии. Для нее была характерна особая тщательность в методической постановке проблем и в практическом осуществлении исследований как в полевых условиях, так и при лабораторной обработке полученной информации. Особенно нужно отметить планомерно разработанные вопросы методологии при составлении карт ареалов и проведении исследований по сравнительной флористике. Так, с 1971 г. карты ареалов составляются оригинальным способом представленности вида на специально разработанной сеточной основе. Все флористические данные обязательно привязываются к квадратам сетки, что, как правило, делается прямо в полевых условиях при сборе гербарных образцов. Квадраты сетки имеют размер 7.6 × 9.3 км и расположены соответственно географической сети координат. Благодаря этому на основе Гербария Института биологии Латвийского ун-та очень легко составлять карты ареалов видов на территории Латвии. Не нужно, как это обычно делается, тратить время на поиск на карте населенных пунктов и точное нанесение точек на лишенный большого количества ориентиров бланк карты. Карты точечных ареалов, составленные методом квадратов, успешно используются при разработке карт для атласов («Atlas Florae Europaeae»), Красной книги Латвии и для других работ. Нельзя не отметить, что Л. В. принадлежит важнейшая роль в создании Гербария Института биологии.

Исследования по сравнительной флористике проводились, с одной стороны, как целенаправленное изучение различных территориальных единиц природных районов — специфических локальных флор, а с другой — применением метода «конкретных флор». Свои исследования в этом направлении Л. В. сосредоточивала на определении элементарных ландшафтно-флористических выделов, т. е. площадей, на которых происходило выявление состава флоры и определение степени ее видового богатства. Исследования локальных флор по всей территории Латвии Л. В. рассмат-

ривала как систему регулярных проб флоры. К сожалению, часть работы по сопоставлению и анализу количественных и качественных показателей флоры Латвии, отдельных геоботанических районов и их модельных участков, проб флоры осталась незаконченной. Однако богато собранный гербарий и неисчислимое множество списков инвентаризации флоры хорошо изученных районов всегда будут представлять большую ценность для следующих поколений исследователей.

Основные результаты исследований флоры Латвии, проводившихся под руководством Л. В., изложены в серии из 7 монографий «Флора и растительность Латвийской ССР» (1974—1990), а также в 4 выпусках «Хорология флоры Латвийской ССР» (1978—1986). Обобщение результатов многолетних исследований флоры сосудистых растений Латвии дано в книге «Флора сосудистых растений Латвийской ССР» (1988). Л. В. — инициатор издания серии книг «Флора охраняемых территорий Латвии» (1981—1992). Вышло 7 монографий (см. ниже список опубликованных работ), в подготовке которых участвовали ботаники всей Латвии. Л. В. являлась ответственным редактором всех этих изданий, а также автором двух книг из этой серии.

Большая заслуга принадлежит Л. В. в организации работ по охране видов и фитоценозов флоры Латвии, проводившихся в 1960—1980 гг. В 1973 г. был опубликован первый подробный список охраняемых видов флоры Латвии, а также составлен список охраняемых болот. Л. В. являлась одним из основных сотрудников, участвовавших в подготовке материалов для республиканской Красной книги (1985), а также являлась членом экспертной и исполнительной группы по подготовке Красной книги Балтийского региона (Red Data Book of the Baltic Region, 1993), в создании которой участвовало 9 стран.

У Л. В. дважды была возможность написать и защитить докторскую диссертацию. Первый раз это было в 1967—1970 гг., когда Л. В. был получен материал по геоботаническому картографированию и районированию, а потом и микрорайонированию территории Латвии, который мог быть воплощен в диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Материалы по исследованию флоры сосудистых растений и данные в области сравнительной флористики, полученные Л. В. в 1985—1990 гг. также были вполне достаточны для написания докторской диссертации. Однако Л. В. была человеком, которого гораздо больше, чем ученые степени и продвижение по служебной лестнице, интересовал сам процесс научной работы и получения новых знаний. Поэтому обе эти возможности остались нереализованными.

С 1973 по 1988 г. Л. В. была заместителем директора по научной работе в Институте биологии АН Латвийской ССР. Свою работу в этой должности она выполняла с большой ответственностью. Такое отношение требовало большого нервного напряжения, отнимало много времени, отражалось на здоровье и доставляло дополнительные заботы.

Л. В. была хорошим организатором научной работы. Велика ее заслуга в организации сотрудничества с ботаниками Эстонии и Литвы при подготовке коллективного издания прибалтийских ботаников «Флора Балтийских республик», Т. 1—2 (1993, 1996). Материал из Латвии, включаемый в настоящее время в рукопись 3-го тома этой «Флоры», в основном подготовлен Л. В.

Долгие годы Л. В. была одним из основных организаторов бывших популярными в свое время экспедиций-конференций прибалтийских ботаников, в которых принимали участие и их российские коллеги.

На протяжении многих лет Л. В. лучше других латвийских ботаников умела поддерживать научные и дружеские контакты с ботаниками С.-Петербурга, Москвы и других регионов России.

Научно-организационная деятельность Л. В. была очень обширна. Можно назвать только некоторые ее стороны: член Совета Всесоюзного ботанического общества (1973—1991), председатель Ботанического общества Латвийской ССР, член Всесоюзного координационного совета по проблеме «Биологические основы рационально-

го использования и охраны растительного мира СССР» (1973—1991), член Совета Всесоюзной программы МАВ (Man and biosphere) ЮНЕСКО, заместитель председателя республиканского комитета по программе «Человек и биосфера» (МАВ) ЮНЕСКО, заместитель председателя республиканского комитета «Красной книги Латвии» и комиссии республиканской комплексной программы по охране природы, председатель Координационного совета по проблеме «Флора Латвийской ССР», член редколлегии серии изданий «Природа и мы» и многие другие.

Долгие годы Л. В. являлась одним из лучших знатоков флоры, растительности и природы Латвии. Ею пройдены бесчисленные экспедиционные маршруты по территории Латвии, а оставленные труды и гербарные сборы всегда будут напоминать об огромной проделанной работе по исследованию флоры Латвии.

Лайма Вернеровна была глубоко интеллигентным, доброжелательным, обаятельным и общительным человеком, большим энтузиастом своего дела.

С особенной теплотой и благодарностью будут вспоминать ее те ботаники, которым посчастливилось вместе с ней работать и учиться познавать природу и флору Латвии, а также многие прибалтийские и российские ботаники, которые были связаны с Л. В. научными и дружескими узами. Светлая память о Лайме Вернеровне Тáбака навсегда останется в сердцах всех тех, кто ее знал.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Л. В. ТÁБАКА

**1955.** Материалы к исследованию растительного покрова олиготрофных болот Приморской низменности Латвийской ССР // Растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. Вып. 1. С. 233—258.

**1958.** Latvijas PSR veģetācija (Растительность Латвийской ССР). Рига: Изд-во АН Латв. ССР. 78 с. (Совместно с М. П. Галениеце и К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

**1959.** Геоботаническая карта советской Прибалтики (М. 1 : 600 000, часть Латвийская ССР). М.: ГУГК. (Совместно с К. Я. Биркмане и М. П. Галениеце).

К вопросу о типологии латвийских верховых болот // Растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. Вып. 2. С. 59—68.

Latvijas PSR aizsargājamie un retie augi (Охраняемые и редкие растения Латвийской ССР). Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 45. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

**1960.** Kurzemes zāļu purvu veģetācija (Растительность низинных болот в Курземе) // Растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. Вып. 3. С. 13—20. (На латышск. яз.).

**1961.** Болота // Путеводитель VI ботанической экскурсии в Советской Прибалтике по долине реки Даугавы. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 16—17.

**1962.** Latvijas PSR sfagnu sūnu noteicējs (Сфагновые мхи Латвийской ССР). Рига: Изд-во АН Латв. ССР. 110 с. (Совместно с М. П. Галениеце). (На латышск. яз.).

**1963.** Latvijas PSR ģeobotāniskā karte skolām (Геоботаническая карта Латвийской ССР для школ) (М. 1 : 400 000). Рига: Латвийское государственное изд-во. (Совместно с К. Я. Биркмане и М. П. Галениеце). (На латышск. яз.).

**1964.** Растительный покров Северо-Западной Латвии // Растительность Латвийской ССР. Вып. 4. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 43—71. (Совместно с М. П. Галениеце).

Связь сопредельных геоботанических районов Латвийской и Эстонской ССР // Там же. С. 73—77.

Mūsu mežu retie un skaistie augi (Редкие и прекрасные растения наших лесов) // Dabas un vēstures kalendārs 1965 (Календарь природы и истории 1965). Рига: Изд-во «Зинатне». С. 86—88. (На латышск. яз.).

**1965.** Карта растительности Латвийской ССР (М. 1 : 200 000). (Оригинал, рукопись). Рига. (Совместно с К. Я. Биркмане, П. Шмите и М. П. Галениеце).

**1966.** Итоги геоботанического картографирования и районирования в Латвийской ССР // Тез. докл. совещ., посвященного итогам геоботанического картографирования и районирования в Латвийской ССР (Ротапринт). Рига: Ин-т биологии АН Латв. ССР. С. 1—4.

Botāniska ekskursija uz sūnu purvu (Ботаническая экскурсия на верховое болото). Рига: Изд-во «Зинатне». 50 с. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

Indīgie ziedaugi Latvijas PSR (Ядовитые растения Латвийской ССР). Рига: Изд-во «Зинатне». 54 с. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

**1967.** Геоботаническое районирование как одна из основ природно-территориального разделения и хозяйственно-экономического планирования в Латвийской ССР // Изв. АН Латвийской ССР. № 10. С. 94—98.

Devītā Baltijas Padomju republiku botāniķu ekspedīcija konference dienvidaustrumu Latvijā (Девятая экспедиция-конференция ботаников Советской Прибалтики по юго-восточной Латвии) // Изв. АН Латвийской ССР. № 12. С. 136—137. (Совместно с Г. С. Сабардиной). (На латышск. яз.).

**1969.** Геоботаническая карта Латвийской ССР // Врезка к физико-географической карте Латвийской ССР. М. 1 : 5 000 000. М.: ГУГК.

**1970.** Paskaidrojošais teksts Latvijas PSR vispārinātajai liela mēroga ģeobotāniskajai kartei (Объяснительная записка к обобщенной крупномасштабной геоботанической карте Латвийской ССР). Рига: Изд-во «Зинатне». 21 с. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. и русском яз.).

**1971.** Опыт пропаганды идей охраны природы в прибалтийских республиках // Вопр. охраны ботанических объектов (Матер. совещ. 12—15 марта 1968 г.). Л.: Наука. С. 96—103. (Совместно с В. В. Мазингом и И. И. Стасинас).

Latvijas PSR ziedaugu flora: Perfokaršu aizpildīšanas noteikumi (Флора Латвийской ССР: Правила заполнения перфокарт). Рига: Ин-т биологии АН Латв. ССР. 15 с. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. и русском яз.).

**1972.** Верховое болото Суда — своеобразный объект охраны природы // Охрана природы в Латвийской ССР. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 53—58.

К вопросу об охране болот в Латвийской ССР // Там же. С. 47—52. (Совместно с Х. А. Михельсоном).

Растительный покров островов озера Кала // Там же. С. 71—78. (Совместно с К. Я. Биркмане).

Геоботаническое микрорайонирование и вопросы охраны ботанических объектов Латвийской ССР // Проблемы природопользования в советской Прибалтике. (Конференция географов Советской Прибалтики по проблеме «Повышение рационального использования природных условий и ресурсов Советской Прибалтики». Апрель 1972 г. Рига: Изд-во ЛГУ им. П. Стучки. С. 68—70. (Совместно с К. Я. Биркмане).

**1973.** Болота // Долина реки Гауя: Путеводитель XII экспедиции-конференции ботаников советской Прибалтики. 9—15 июля 1973 г. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 17—19.

Верховое болото Суда // Там же. С. 36—40.

Latvijas PSR aizsargājamās augu sugas (Охраняемые виды растений Латвийской ССР). Рига: Изд-во «Зинатне». 54 с. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

**1974.** Исследования в области рационального использования природных ресурсов Латвийской ССР // Известия АН Латвийской ССР. № 1. С. 3—8. (Совместно с Г. П. Андрушайтисом и Х. А. Михельсоном).

Основные этапы развития флористических исследований в Латвии // Флора и растительность Латвийской ССР: Приморская низменность / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 7—21.

Геоботанические микрорайоны // Там же. С. 121—131.

Природные условия // Там же. С. 115—116.

*Rhynchospora fusca* (L.) Ait. — новый вид во флоре Латвийской ССР // Там же. С. 84—86.

XII экспедиция-конференция прибалтийских ботаников. Латвия, 9—15 VII 1973 // Бот. журн. Т. 59. № 10. С. 1550—1552. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Охраняемые виды растений Латвийской ССР. Рига: Изд-во «Зинатне». 61 с. (Совместно с К. Я. Биркмане).

**1975.** Болота // Ботанические исследования в Латвийской ССР. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 30—31.

Картографирование и районирование // Там же. С. 31—33.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. (Л. В. Та́бака: данные по Латвийской ССР). Л.: Наука. 204 с.

Botanical excursion guide Latvia. XII International botanical congress (Путеводитель ботанической экскурсии по Латвии. XII Международный ботанический конгресс). Л.: Наука. 28 с.

Brūnganie baltmeldri — *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. — jauna suga Latvijas PSR florā un pasākumi tās aizsardzībai (Очеретник бурый — *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. — новый вид во флоре Латвийской ССР и необходимые мероприятия для его охраны) // Mežsaimniecība un mežrūpniecība (Лесное хозяйство и лесная промышленность). № 2. С. 45—46. (На латышск. яз.).

Izmainās Latvijas augu sugu saraksts (Как изменяется список видов растений Латвии) // Dabas un vēstures kalendārs 1976. Gadam (Календарь природы и истории на 1976 г.). Рига: Изд-во «Зинатне». С. 159—162. (Совместно с К. Я. Биркмане). (На латышск. яз.).

Programme for protection of vegetation and flora in the National Park «Gauja» (Latvian SSR) // XII International Botanical Congress. Abstracts. July 3—10. 1975. Vol. 2. L. P. 546. (Совместно с А. Ж. Меллума).

**1976.** Некоторые количественные и качественные показатели видового состава флоры Приморской низменности // Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристики приморской растительности (Матер. XIII конференции-экспедиции ботаников по долине низовья р. Нямунас и косе Куршу-Нярия. 22—29 июня 1976 г.). Вильнюс: АН Лит. ССР. С. 138—140.

**1977.** Видовой состав флоры // Там же. С. 20—65. (Совместно с К. Я. Биркмане, Г. Б. Клявиня, Б. П. Талла и Я. Я. Юкна).

Некоторые методические вопросы изучения видового состава флоры Западной Латвии // Там же. С. 86—120. (Совместно с Г. Б. Клявиня и М. Р. Плотниекс).

Общая характеристика растительного покрова и геоботанические микрорайоны // Флора и растительность Латвийской ССР: Курземский геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 5—19.

**1978.** Первая Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности // Бот. журн. Т. 63. № 9. С. 1372—1377. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Первые итоги изучения флоры и растительности национального парка «Гауя» (Латвийская ССР) // Охрана и восстановление растительного покрова (Матер. XIV конференции-экскурсии прибалтийских ботаников по Северной Эстонии 3—10 июля 1978 г.). Тарту: АН Эст. ССР. С. 104—105. (Совместно с Г. Б. Клявиня и М. Р. Плотниекс).

Система охраняемых объектов природы в Латвийской ССР // Тез. докл. VI Делегатск. съезда Всесоюз. бот. общ-ва. Кишинев, 12—17 сентября 1978 г. Л.: Наука. С. 27—28. (Совместно с А. Ж. Меллума и Г. Т. Абеле).

Флора интенсивно используемой рекреационной зоны национального парка «Гауя» и ее охрана / Растительный мир охраняемых территорий / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне» С. 23—26. (Совместно с В. К. Бароніня).

*Armeria vulgaris* Willd. // Хорология флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений I группы охраны. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 9—10.

*Carpinus betulus* L. // Там же. С. 13—14.

*Cephalanthera rubra* (L.) Rich. // Там же. С. 14—15.

*Euphorbia palustris* L. // Там же. С. 24—25.

*Pinguicula alpina* L. // Там же. С. 34—35.

*Rynchospora fusca* (L.) Ait. // Там же. С. 37—38.

Augu ģenētiskā fonda saglabāšana Latvijas PSR (Сохранение генетического фонда растений Латвийской ССР) // Dabas un vēstures kalendārs 1979. gadam (Календарь природы и истории на 1979 г.). Рига: Изд-во «Зинатне». С. 271—275. (На латышск. яз.).

**1979.** Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000 (часть — Латвийская ССР). М.: ГУГК.

Общая характеристика растительного покрова и геоботанические микрорайоны // Флора и растительность Латвийской ССР: Северо-Видземский геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 5—17.

Структура флоры геоботанического района // Там же. С. 18—78. (Совместно с Г. Б. Клявиня, М. Р. Плотниекс, Б. П. Талла и Я. Я. Юкна).

Флористическая структура интенсивно используемой (рекреационной) зоны // Там же. С. 103—107. (Совместно с В. К. Бароніня).

Purva veģetācija (Растительность болота) // Dabas un vēstures kalendārs 1980. gadam (Календарь природы и истории на 1980 г.). Рига: Изд-во «Зинатне». С. 56—57, 64—66, 78—79, 87—89. (На латышск. яз.).

**1980.** Метод картирования флоры Латвийской ССР и его использование при составлении «Атласа флоры Европы» // Картирование ареалов видов флоры европейской части СССР (Матер. рабочего совещания по картированию ареалов видов флоры Европы, декабрь 1980 г.). М.: Наука. С. 21—24. (Совместно с Г. Б. Клявиня и И. Я. Фатаре).

О новых и редких видах растений Латвийской ССР // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1799—1801. (Совместно с Г. Б. Клявиня).

Основные результаты научно-исследовательской работы в Латвийской ССР по Международной программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» // Изв. АН Латвийской ССР. № 9. С. 3—12. (Совместно с Г. П. Андрушайтисом и Э. А. Берзиня).

Bažu purva flora (Флора болота «Бажу») // Slīteres rezervāta I zinātniskipraktiskā konference. Slītere 1980. gada 2. un 3. oktobrī. Referātu tēzes (Первая научно-практическая конференция заповедника «Слитере». Тез. докл.). Слитере. С. 8—9. (Совместно с З. П. Эглите). (На латышск. яз.).

Floristisko pētījumu nozīme aizsargājamo teritoriju augu valsts ģenētiskā fonda saglabāšanā (Значение флористических исследований в сохранении генетического фонда охраняемых территорий) // Там же. С. 37—39. (Совместно с Г. Б. Клявиня). (На латышск. яз.).

*Gentiana cruciata* L. // Хорология флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений II группы охраны. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 25—26.

*Gentiana pneumonanthe* L. // Там же. С. 26—28.

*Lunaria rediviva* L. // Там же. С. 53—56.

*Serratula tinctoria* L. // Там же. С. 73—75.

Jauna graudzāļu suga Latvijas PSR florā (Новый вид злаков во флоре Латвийской ССР) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 6. (На латышск. яз.).

Ziemeļa lineja — *Linnaea borealis* L. — mūsu republikas dienvidaustrumu daļā (Новое местонахождение *Linnaea borealis* L. на юго-востоке Латвии) // Там же. С. 18—19.

Mūsu Sarkanās grāmatas tapšana (Создание нашей Красной книги) // Dabas un vēstures kalendārs 1981. Gadam (Календарь природы и истории на 1981 год. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 115—119. (Совместно с Ю. Липсбергом). (На латышск. яз.).

Purvi (Болота) // Dabas aizsardzība. Sasrād. J. Danilāns (Охрана природы. Составил Я. Даниланс. Уч. пособие для студентов). Рига: Изд-во «Звайгзне». С. 178—180. (На латышск. яз.).

Plavas (Луга) // Там же. С. 180—183.

**1981.** Долина реки Абава: Флора охраняемых территорий Латвии. Рига: Изд-во «Зинатне». 131 с. (Совместно с Г. Б. Клявиня).

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. (Л. В. Табака: данные по Латвийской ССР). Л.: Наука. 262 с.

Система охраняемых объектов природы и ее роль в сохранении генофонда флоры в Латвийской ССР // Экология и охрана растений Нечерноземной зоны РСФСР. Межвузовский сборник научных трудов. Иваново: Ивановский гос. ун-т. С. 43—50. (Совместно с И. Я. Фатаре).

Baža purva flora (Флора болота «Бажу») // Там же. С. 14—16. (Совместно с З. П. Эглите).

Floras aizsardzības uzdevumi Latvijas PSR (Основные задачи охраны флоры в Латвийской ССР) // Latvijas PSR floras aizsardzības aktuālas problēmas (Актуальные проблемы охраны флоры Латвийской ССР). Рига: Изд-во «Автос». С. 6—12. (На латышск. яз.).

Floristisko pētījumu nozīme aizsargājamo teritoriju augu valsts ģenētiskā fonda saglabāšanā (Значение флористических исследований в сохранении генетического фонда охраняемых территорий) // Mežsaimniecība un mežrūpniecība (Лесное хозяйство и лесная промышленность). № 3. С. 9—10. (Совместно с Г. Б. Клявиня). (На латышск. яз.).

Lielauglu radzene — *Cerastium macrocarpum* Schur — jauna suga Latvijas florā (*Cerastium macrocarpum* Schur — новый вид в Латвийской ССР) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 4—5. (На латышск. яз.).

*Myrica gale* L. // Хорология флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений III группы охраны. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 49—53.

**1982.** Красная книга Латвийской ССР // Изв. АН Латвийской ССР. № 3. С. 3—17. (Совместно с Г. П. Андрушайтисом и В. Р. Айгаре).

Охрана редких фитоценозов в Латвийской ССР // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. (Матер. 1 Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. Москва, 29 октября—2 ноября 1981 г.). М.: Всесоюзн. НИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР. С. 38—39. (Совместно с Г. Т. Абеле).

Растительный покров и геоботанические микрорайоны // Флора и растительность Латвийской ССР: Юго-Восточной геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 9—22. (Совместно с К. Я. Биркмане).

Систематическая структура флоры // Там же. С. 26—92. (Совместно с Г. Б. Клявиня, М. Р. Плотниекс, И. Я. Фатаре, Б. П. Цепурите и З. П. Эглите).

Широколиственно-еловые и еловые леса и их флористический состав // Там же. С. 23—25.

Birztalu diždadža — *Arctium nemorosum* Lej. — jaunas atradnes Latvijas PSR (Новые местонахождения *Arctium nemorosum* Lej. в Латвийской ССР) // Там же. С. 19—20.

Jūrmalas armērija — *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Latvijas florā (*Armeria maritima* (Mill.) Willd. в Латвийской ССР) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 5—7. (Совместно с И. Лодзиня). (На латышск. яз.).

**1983.** Критический конспект флоры Прибалтики // Тез. докл. VII Делегатск. съезда Всесоюз. бот. общ-ва. Л. С. 50—51. (Совместно с Л. Р. Лаасимер и А. А. Лякавичюсом).

Сравнительный анализ основных флористических показателей некоторых речных долин Латвии // Охрана флоры речных долин в прибалтийских республиках / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 23—28. (Совместно с Г. Б. Клявиня, И. Я. Фатаре и Б. П. Цепурите).

Jaunumi Latvijas florā (Новинки во флоре Латвии) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 5—6. (На латышск. яз.).

**1984.** Ревизия состава флоры высших сосудистых растений Латвийской ССР на современном этапе исследований // Прибалтийская флора и ее историография (Тематический сборник). Вильнюс. С. 125—127. (Совместно с Г. Б. Клявиня).

Augu valsts (Растительный мир) // Latvijas padomju enciklopēdija (Латвийская Советская энциклопедия). Т. 5 (2). Рига: Главная редакция энциклопедий. С. 77—83. (Совместно с К. Бушем, Э. Вимбой и Г. Гавриловой). (На латышск. яз.).

**1985.** Растительный покров и геоботанические микрорайоны // Флора и растительность Латвийской ССР: Восточно-Латвийский геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 7—19.

Систематическая структура флоры // Там же. С. 20—109. (Совместно с И. Я. Фатаре, М. Р. Плотниекс, В. К. Баронbackup, Г. Б. Гавриловой, И. А. Лодзиня, Х. Р. Ранка, Ю. Г. Страздиньшом, З. П. Эглите и Б. П. Цепурите).

Флора города Даугавпилс // Там же. С. 184—269. (Совместно с Г. Б. Гавриловой).

*Bidens frondosa* L. — jauna suga Latvijas florā (*Bidens frondosa* L. — новый вид во флоре Латвии) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 2—3. (На латышск. яз.).

Latvijas botāniķu sasniegumi un uzdevumi republikas augu valsts izpētē un aizsardzībā (Успехи и задачи латвийских ботаников в области изучения и охраны растительного мира) // Latvijas PSR floras aizsardzības aktuālās problēmas (Актуальные проблемы охраны флоры Латвийской ССР). Рига: Латвийское общество охраны природы и памятников. С. 5—11. (На латышск. яз.).

Latvijas PSR Sarkanā grāmata. Retās un iznīkstošās dzīvnieku un augu sugas (Красная книга Латвийской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений) // Рига: Изд-во «Зинатне». 526 с. (Совместно с В. Айгаре, Г. Андрушайтисом, Ю. Липсбергсом и И. Лодзиня). (На латышск. и русском яз.).

**1986.** Геоботаническая характеристика Центрально-Видземской возвышенности // Путеводитель XVIII конференции-экспедиции ботаников Прибалтийских республик. (Латвийская ССР, 7—11 июля 1986 г.). Рига: Изд-во «Зинатне». С. 7—15.

Основные направления и результаты работы института биологии АН Латвийской ССР // Изв. АН Латвийской ССР. № 4 С. 3—8. (Совместно с Г. А. Зенкевичем).

Флора и растительность приморских озер Латвийской ССР (на примере озера Кланю и его окрестностей) // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. Таллин: АН Эст. ССР. С. 108—117. (Совместно с З. П. Эглите).

*Armeria maritima* (Mil.) Willd. // Хорология флоры Латвийской ССР. Перспективные для охраны виды растений. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 13—14.

*Lathyrus montanus* Bernh. // Там же. С. 41—42.

*Trifolium alpestre* L. // Там же. С. 60—62.

*Vicia lathyroides* L. // Там же. С. 62.

Trīsdalīgā ūdensgundega — *Batrachium tripartitum* (DC.) S. F. Gray — jauna suga Latvijā un Baltijas reģionā (*Batrachium tripartitum* (DC.) S. F. Gray — новый вид во флоре Латвии и в Прибалтийском регионе) // Retie augi un dzīvnieki (Редкие растения и животные). С. 2—4. (На латышск. яз.).

**1987.** К 35-летию конференций-экспедиций ботаников прибалтийских республик // Бот. журн. Т. 72. № 9. С. 1291—1293. (Совместно с М. С. Боч).

Некоторые итоги сравнительного изучения флоры различных природно-территориальных подразделений Латвии // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука. С. 104—107.

Растительный покров и геоботанические микрорайоны // Флора и растительность Латвийской ССР: Средне-Латвийский геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 7—14.

Систематическая структура флоры // Там же. С. 15—90. (Совместно с И. Я. Фатаре и М. Р. Плотниекс).

Сравнительный анализ конкретных флор Восточной Латвии // Там же. С. 90—102. (Совместно с М. Р. Плотниекс и Л. А. Земитисом).

**1988.** Карта растительности (М 1 : 2 000 000). Геоботаническое районирование (М 1 : 5 000 000) // Атлас Латвийской ССР. М.: ГУТК. 18 с.

Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига: Изд-во «Зинатне» / Отв. ред. Л. Лаасимер. 194 с. (Совместно с Г. Гавриловой и И. Фатаре).

Флора сосудистых растений Латвийской ССР на современном этапе изучения // Матер. XIX экспедиции-конференции ботаников Прибалтики (4—9 июля 1988 г., Игналина). Вильнюс: Ин-т ботаники АН Лит. ССР. С. 103—105. (Совместно с Г. Гавриловой и И. Фатаре).

**1990.** Общая характеристика растительного покрова // Флора и растительность Латвии: Центрально-Видземский геоботанический р-н / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига: Изд-во «Зинатне». С. 11—15.

Систематическая структура флоры // Там же. С. 16—81. (Совместно с И. Я. Фатаре и М. Р. Плотниекс).

Физико-географические условия // Там же. С. 7—10.

**1991.** Klāņu purvs: Latvijas aizsargājamo teritoriju flora (Болото Кланю: Флора охраняемых территорий). Рига: Изд-во «Зинатне». 160 с. (Совместно с З. Эглите и А. Аболиня). (На латышск. яз.).

Skandināvijas grīslis — *Carex scandinavica* E. W. Davies — Latvijā (*Carex scandinavica* E. W. Davies в Латвии) // Retie augi (Редкие растения). Рига: ЛатНИИНТИ. С. 9—12. (На латышск. яз.).

**1992.** Augstroze (Аугстрозе) // Pasaules Dabas Fonda projekts 4568: Dabas aizsardzības plāns Latvijai (WWF Project 4568: Conservation plan for Latvia final report). Rīga: LU EC «Vide». С. 118. (Совместно с М. Страздсом и Е. Приедниексом). (На латышск. яз.).

Lielupes ieleja (Долина реки Лиелупе) // Там же. С. 106. (На латышск. яз.).

Ventas ieleja (Долина реки Вента) // Там же. С. 93—94. (Совместно с М. Страздсом и Г. Гавриловой). (На латышск. яз.).

**1993.** Introduction // Flora of the Baltic Countries. Vol. 1. Ed. L. Laasimer, V. Kuusk, L. Tabaka, A. Lekavičius. Tartu: Estonian Academy of Sciences, Inst. of Zoology and Botany. С. 12—128. (Совместно с Л. Лаасимер и А. Лякавичюсом).

*Droseraceae* Salisb. // Там же. С. 344—346. (Совместно с В. Мазингом и Р. Янкявичене).

*Ranunculaceae* A. L. Juss. // Там же. С. 267—294. (Совместно с Л. Лаасимер и Ж. Лаздаускайте).

Red Data Book of the Baltic Region. Part 1 (in executive committee and in expert group). Uppsala, Swedish Threatened Species Unit. 95 p.

Ziemeļvidzemes reģionālā dabas aizsardzības kompleksa vaskulāro augu floras un veģetācijas pārskats (Флора сосудистых растений Северо-Видземского охраняемого комплекса природы) // Vides aizsardzība Latvijā, № 4: Ziemeļvidzemes reģionālais dabas aizsardzības komplekss (Охрана среды в Латвии, № 4: Северо-Видземский охраняемый комплекс природы). Рига. С. 27—28. (Совместно с Г. Гавриловой). (На латышск. яз.).

**1995.** Gundegas (лютик) // Latvijas daba. Enciklopēdija. 2. sēj. (Энциклопедия природы Латвии). Рига: Изд-во «Энциклопедия Латвии». Т. 2. С. 134. (На латышск. яз.).

Gundegu dzimta (Лютиковые) // Там же. С. 134—135.

**1996.** *Callitrichaceae* Link. // Flora of the Baltic Countries. Edit. V. Kuusk, L. Tabaka, R. Jankevičienė. Tartu: Eesti Loodusfoto AS. Vol. 2. С. 284—287. (Совместно с Л. Лаасимер и З. Синкявичене).

*Fabaceae* Lindl. (*Leguminosae* A. L. Juss.) (кроме *Lotus*, *Anthyllis*) // Там же. С. 124—127, 138—161. (Совместно с Х. Кралль и Р. Янкявичене). (На англ. и русском яз.).

*Leguminosae* A. L. Juss. (Data concerning Latvia region; ref. 3346, 3347, 3348) // Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. Legumes of Northern Eurasia: A Checklist. Royal Botanical Gardens Kew. 724 p.

**1997.** Rasenes (Росянка) // Latvijas daba. Enciklopēdija. 4. sēj. (Энциклопедия природы Латвии). Рига: Изд-во «Пресес намс». С. 219—220. (На латышск. яз.).

Rasenu dzimta (Росянковые) // Там же. С. 220.

**1998.** Trejlapu ūdensgundega (Шелковник трехлистный) // Latvijas daba. Enciklopēdija. 5. sēj. (Энциклопедия природы Латвии). Рига: Изд-во «Пресес намс». Т. 5. С. 228. (На латышск. яз.).

Ūdenīšu dzimta (Красовласковые) // Там же. С. 240.

Ūdenītes (Красовласка) // Там же. С. 240—241.

Ūdensgundegas (Шелковник) // Там же. С. 241—242.

Vidējā rasene (Росянка промежуточная) // Latvijas daba. Enciklopēdija. 6. sēj. (Энциклопедия природы Латвии). Рига: Изд-во «Пресес намс». Т. 6. С. 69. (На латышск. яз.).

Villainā gundega (Лютик шерстистый) // Там же. С. 87—88.

Zvaguļi (Погремок) // Там же. С. 155.

**2001.** *Aconitum lasiostomum* Rchb. // Latvijas Sarkanā grāmata: Vaskulārie augi. 3. sēj. (Red Data Book of Latvia: Vascular Plants. Vol. 3). (На латышск. и англ. яз.).

*Anemone sylvestris* L. // Там же.

*Armeria maritima* (Mill.) Willd. // Там же.

*Armeria vulgaris* Willd. // Там же.

*Batrachium baudotii* (Godr.) F. W. Schultz // Там же.

*Batrachium peltatum* (Schrank) Bercht. et J. Presl // Там же.

*Callitriche hermaphroditica* L. // Там же.

*Delphinium elatum* L. // Там же.

*Drosera intermedia* Hayne // Там же.

*Helianthemum nummularium* (L.) Mill. // Там же.

*Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler // Там же.

*Lathyrus maritimus* (L.) Bigelow // Там же.

*Lathyrus niger* (L.) Bernh. // Там же.

*Lathyrus pisiformis* L. // Там же.

*Pedicularis kaufmannii* Pinzger // Там же.

*Pedicularis sceptrum-carolinum* L. // Там же.

*Pedicularis sylvatica* L. // Там же.

*Pulsatilla patens* (L.) Mill. // Там же.

*Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. // Там же.

*Ranunculus bulbosus* L. // Там же.

*Ranunculus lanuginosus* L. // Там же.

*Ranunculus nemorosus* DC. // Там же.

*Trifolium alpestre* L. // Там же.

*Trifolium campestre* Schreb. // Там же.

*Trifolium dubium* Sibth. // Там же.

*Trifolium fragiferum* L. // Там же.

*Vicia lathyroides* L. // Там же.

*Vicia tenuifolia* Roth // Там же.

Latvijas flora un veģetācija: Zemgales ģeobotāniskais rajons (Флора и растительность Латвии: Земгальский геоботанический р-н). Рига: Изд-во Латвийского ун-та. 98 с.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:58

© Л. М. Абрамова, Б. М. Миркин

## *D. BRANDES*. VEGETATION SALZBEEINFLUSSTER HABITATE IM BINNENLAND. BRAUNSCHWEIGER GEOBOTANISCHE ARBEITEN. Bd 6. BRAUNSCHWEIG, 1999. 271 S. (*Д. БРАНДЕС*. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗАСОЛЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ МАТЕРИКОВ. ТРУДЫ БРАУНШВЕЙГСКИХ ГЕОБОТАНИКОВ. Т. 6. БРАУНШВЕЙГ, 1999. 271 С.)

L. M. ABRAMOVA, B. M. MIRKIN. *D. BRANDES*. VEGETATION SALZBEEINFLUSSTER HABITATE IM BINNENLAND. BRAUNSCHWEIGER GEOBOTANISCHE ARBEITEN. BD 6. BRAUNSCHWEIG, 1999. 271 s.

Башкирский государственный университет
Уфа
Поступила 06.12.2000

Симпозиум в Брауншвейге был посвящен растительности засоленных почв. Доклады касались преимущественно сообществ континентальных районов Федеративной Республики Германии. Однако рассматривалась и галофитная растительность Аравийского п-ова и о. Фуертевентура (Канарские о-ва). В предисловии к сборнику D. Brandes подчеркивает, что в последнее время уменьшается площадь солончаковых биотопов, поэтому большое значение имеют меры по их охране, в том числе организация мониторинга. Как положительный момент отмечается, что в работе симпозиума приняли участие молодые исследователи.

В сборнике помещено 20 статей, написанных по материалам докладов. Коротко рассмотрим их содержание, сгруппировав статьи по тематическим разделам (этого, к сожалению, редактор книги не сделал).

Общая характеристика флоры и растительности засоленных местообитаний ФРГ. Этот раздел открывается статьей редактора сборника «Флора и растительность засоленных континентальных местообитаний — Введение». D. Brandes характеризует «жизненное пространство» солончаковой растительности, которое сосредоточено в приморских областях, непосредственно в прибойной полосе, на скалах, в приливной зоне, в составе мангровых болот, в прибрежных лагунах и т. д. В районах с аридным климатом солончаковые биотопы широко распространены в удалении от морей вследствие ветров, переносящих соли. Внутри материка засоленные почвы встречаются преимущественно в пустынных и степных областях — в засоленных поймах рек и озер. Солончаковые сообщества могут формироваться и вследствие антропогенного воздействия, например при орошаемом земледелии.

Изучение этой растительности в Германии позволило выявить флору сообществ засоленных почв (290 видов), проанализировать толерантность видов к засолению, охарактеризовать первичные и вторичные засоленные местообитания (включая феномен распространения солевыносливых видов на откосах автодорог вследствие применения на них соли в зимнее время и т. п.).

J. Pusch («К характеристике современного состояния близких к естественным засоленных местообитаний в Тюрингии») конкретизирует описанные Д. Брандесом закономерности на примере Тюрингии, которая наряду с Саксонией и Анхальтом

является районом с наибольшим распространением и разнообразием галофитной растительности.

В статьях A. Blab («Изучение и интерпретация растительных мозаик засоленных лакун в области национального парка Нойзильдельзее-Зеевинкель (Австрия) с применением сигма-синтаксономии») и U. Deil («Галофитная растительность берега Аравийского полуострова — мелкомасштабное эдафическое зонирование и крупномасштабная дифференциация, обусловленная климатом») для характеристики растительности использованы принципы сигма-синтаксономии, что вполне оправдано, так как явление комплексности широко распространено в ландшафтах с засоленными почвами.

Большая часть работ сборника посвящена вопросам динамики солончаковой растительности и флоры. Это статьи U. Rauchhaus с соавт. («Тонкий анализ динамики пионерной растительности на влажных местообитаниях в окрестностях бывшего Соленого озера (Средняя Германия)»), M. Labasch, A. Otte («Причины и следствия смены доминантов в первичных засоленных местообитаниях»), Ch. Evers, D. Zacharius («Длительный мониторинг первичных засоленных местообитаний в восточной Саксонии»), Ch. Bank, H.-U. Kison («Состояние засоленных местообитаний Хеклингена в прошлом и будущем»), U. Raabe («К флоре и растительности засоленных местообитаний Вестфалии и прилегающих областей»), H. Cordes («Континентальные засоленные местообитания в области Бремера — вчера и сегодня»), D. Buscher («Солеустойчивые растения в Средней Вестфалии»), C. Hobohm («Солончаковая растительность Люнебурга»).

В большинстве работ подчеркивается отрицательное влияние хозяйственной деятельности человека на сообщества засоленных местообитаний, поэтому уменьшение негативного влияния человека — главный фактор сохранения этой уникальной растительности. Отмечаются две противоположные тенденции, связанные с активизацией деятельности человека, это — снижение участия солеустойчивых видов на больших площадях в первичных засоленных местообитаниях и увеличение вторичных засоленных местообитаний, на которых галофиты находят свою «вторую родину». X. Кордес предлагает мероприятия для сохранения солеустойчивых видов, а именно: выделение специальных природоохранных территорий.

В 3 работах обсуждается вопрос о появлении новых видов на засоленных местообитаниях (E. Garve, «Новые цветковые растения на засоленных подножиях холмов в Нижней Саксонии», K. Adolphi «*Armeria maritima* и *Plantago coronopus* — два новых галофита обочин улиц в Райнеланаде»); T. Kaiser, «Флора и засоленные местообитания округа Целле в прошлом и настоящем». Э. Гарве, в частности, пишет о появлении 32 новых видов, в том числе только в последнее десятилетие — *Kochia scoparia*, *Atriplex longipes*, *Spergularia maritima*, *Artemisia maritima*, *Plantago maritima*, *Elymus farctus* и др.

В 2 статьях приводятся результаты детального биологического, экологического и фитосоциологического изучения отдельных видов, типичных для солончаковой растительности (S. Koser, A. Gruttner, «Инфравидовая вариабельность, местообитания и сообщества с *Bolboschenus maritimus* в окрестностях Галле (Заале)», Ch. Evers, «К биологии *Salicornia ramosissima*»).

Ch. Anders («К восстановлению солончаковых лугов на месте сообществ с доминированием *Phragmites australis* и *Elytrigia repens* — первые результаты изучения постоянных площадок на солончаках Нумбурга (Северная Тюрингия)») приводит результаты эксперимента по восстановлению видов солончаковых сообществ (*Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Puccinellia distans*, *Triglochin maritimus*, *Juncus gerardii*, *Atriplex prostrata*) при устранении *Phragmites australis* и *Elytrigia repens*, которые разрослись при прекращении использования пастбищ и вытеснили конкурентно слабые виды исходных сообществ. T. van Elsen («Восстановление солончаковой растительности отвалов калийной промышленности») описал возникновение антропогенных солончаковых сообществ вокруг отвалов рудника, где добывается поташ, и формируются засоленные местообитания, которые активно зарастают видами-гало-

фитами (*Artemisia maritima*, *Aster tripolium*, *Bolboschenus maritimus*, *Plantago maritima*, *Puccinellia distans*, *Salicornia europaea*, *Salsola kali*, *Suaeda maritima* и др.). Пока эти сообщества представляют лишь пионерные стадии сукцессии.

В 2 статьях приведена характеристика галофитной растительности за пределами ФРГ. Это уже упомянутые статьи U. Deil о растительности Аравийского п-ова и K. Fritzsch, D. Brandes («Растительность засоленных местообитаний на Фуертевентура») о солончаковых сообществах Канарских о-вов. В обеих работах характеристика растительности проводится в соответствии с требованиями метода Браун-Бланке.

Сборник заключает библиография основных работ о растительности материковых солончаковых сообществ Германии (D. Brandes).

Общая оценка сборника может быть только положительной. Это еще один из примеров активного развития ботанических и геоботанических исследований в Германии, где при высокой плотности населения и развитом хозяйстве удается обеспечить эффективную систему охраны флоры и растительности.

---

УДК 019.941 : 002.1 : 58 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© Е. В. Мордак

## *A. P. DAVIS*. THE GENUS *GALANTHUS*. PORTLAND, 1999. 297 P. (*А. П. ДЭВИС*. РОД *GALANTHUS*. ПОРТЛЕНД, 1999. 297 С.)

E. V. MORDAK. *A. P. DAVIS*. THE GENUS *GALANTHUS*. (PORTLAND, 1999. 297 p.)

Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.05.2001

Автор рецензируемой монографии начал изучение таксономически трудного рода *Galanthus* — подснежник в 1991—1994 гг. Хотя этот род уже был объектом 6 ревизий, ни одна из них не совпадала с другой по числу видов и делению рода, так как каждый автор изучал род фрагментарно. A. Davis изучил обширный материал 23 гербариев, коллекции живых растений в ботанических садах, посетил различные районы и собрал почти все виды рода, исследовал множество садовых форм, рассмотрел многочисленные литературные источники. Результатом явилась современная научная обработка рода *Galanthus*, насчитывающего в полном объеме 18 видов, сделанная на высоком профессиональном уровне. Новая классификация основана на анализе всей имеющейся информации по систематике рода.

Рассматриваемая монография вышла в серии издания «A Botanical Magazine Monograph», редактором которого является известный эксперт по луковичным растениям B. Mathew. Этим и объясняется ее специфика. В отличие от классических, сугубо научных монографий разделы по морфологии, анатомии и прочие здесь сокращены до минимума, зато разделам прикладного характера (особенностям размножения, выращивания, болезням и пр.) посвящено изрядное число страниц. Непосредственно таксономическая часть (номенклатура видов, садовых форм, история изучения каждого вида) написана исключительно подробно. Характерным признаком подобных изданий является обилие цветных иллюстраций. Великолепные рисунки всех видов растений сделаны опытной профессиональной художницей C. King, а большинство фотографий принадлежит самому автору.

Основному разделу книги «Таксономия *Galanthus*» предшествуют разделы: «Морфология», где очень ценной является сравнительная таблица рисунков внутренних сегментов околоцветника всех изученных видов (с их внутренней и внешней стороны), «Анатомия», «Цитология», «Опыление», «Экология», «Сохранение или охрана».

В последнем разделе сообщается, что в большинстве стран запрещено выкапывать подснежники, так как они охраняются местным законом. Продажа или экспорт луковиц контролируется «Конвенцией о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящихся под угрозой уничтожения» (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CYTES)). Здесь уместно будет добавить, что одновременно с этой монографией вышел очередной выпуск «CYTES bulb checklist» (A. P. Davis et al., 1999), посвященный родам *Cyclamen, Galanthus* и *Sternbergia.*

Внушительные разделы рецензируемой монографии посвящены «Культивированию», «Размножению» и «Вредителям и болезням».

Раздел «Таксономия *Galanthus*» начинается с номенклатурной цитаты рода, его детального описания и конспекта системы рода, разработанной автором. Эта система близка системе З. Т. Артюшенко (1970), однако в ней используется деление рода не на секции или подроды, а на ряды (series) и подряды (subseries), так как, по мнению автора, морфологические признаки, положенные в основу деления рода, недостаточны для более высокого ранга; кроме того, некоторые виды рассматриваются здесь в качестве подвидов. Род делится автором на 2 ряда с 2 подрядами.

Ser. 1. *Galanthus*. Тип: *G. nivalis* L. Этот ряд включает 3 вида с 4 подвидами. Описание каждого вида составлено по определенной схеме: история изучения вида и его кульвирование, очень подробная номенклатурная цитата, тип, описание вида, список иллюстраций, время цветения, экология, ареал (прилагается карта с точечным изображением распространения). Так, описание одного из самых известных и популярных в садоводстве видов *G. nivalis* занимает 10 страниц (это без культиваров).

Остальные 2 вида этого рода: *G. reginae-olgae* Orph. с типовым подвидом и *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* Kamari; *G. plicatus* Bieb. с типовым подвидом и *G. plicatus* subsp. *byzantinus* (Baker) D. A. Webb. *G. plicatus* subsp. *plicatus* помимо известных районов Румынии и Крыма приводится еще для турецкой провинции Болу, но не указан для территории Молдавии. Однако этот вид приводится для Молдавии (Гейдеман, 1986).

Ser. 2. *Latifolii* Kem.-Nath. emend. A. P. Davis. Тип: *G. platyphyllus* Traub et Moldenke. Subser. I. *Glaucaefolii* (Kem.-Nath.) comb. nov. et emend. A. P. Davis. Лектотип: *G. caucasicus* (Baker) Grossh. Виды этой группы подверглись значительным изменениям и дополнениям. Так, известный вид *G. caucasicus* отнесен в синонимы *G. alpinus* Sosn. var. *alpinus*, вторая разновидность которого *G. alpinus* var. *bortkewitschianus*. *G. angustifolius* Koss, кроме Кабардино-Балкарии и Сев. Осетии, отмечен автором и в Дагестане. 3 малоазиатских вида — узкие эндемики: *G. cilicicus* Baker, *G. peshmenii* A. P. Davis et C. D. Brickell и *G. koenenianus* Lobin, C. D. Brickell et A. P. Davis. Очень интересное исследование автор провел в отношении *G. elwesii* Hook. f., который сходен по габитусу с *G. gracilis* Čelak. и произрастает вместе с ним. Оба вида различаются по типу листосложения и ширине листьев, а также признаками молекулярного уровня. У *G. elwesii* листосложение охватывающее и листья сравнительно широкие, у *G. gracilis* листосложение плоское и листья обычно у́же. Оба вида, как показано на картах, имеют северный предел распространения на юге Украины. В региональных «флорах» Украины и Молдавии приводится только *G. elwesii*. Однако гербарные образцы, собранные на Украине (Одесская обл., с. Лесное) и в Молдавии (р-н Гырнецы), хранящиеся в LE, я полагаю, относятся именно к *G. gracilis*. Всего subser. I включает 7 видов.

Subser. II. *Viridifolii* (Kem.-Nath.) comb. nov. et emend. A. P. Davis. Лектотип: *G. platyphyllus* Traub et Moldenke. 8 видов этой группы не претерпели серьезных номенклатурных изменений, зато автор уточнил или изменил представление об ареалах некоторых из них. *G. fosteri* Baker остался без изменений, чего нельзя сказать о *G. ikariae* Baker. Последний вид многие авторы смешивали с *G. woronowii* Losinsk. или, наоборот, *G. woronowii* с *G. ikariae*. Причиной ошибок были внешнее сходство этих видов и ошибочное указание на то, что *G. ikariae* встречается не только на островах Эгейского моря, но и в северо-восточной Турции (т. е. в Лазистане). Как

установил A. Davis, *G. ikariae* — эндемик Эгейских островов Греции, а в Лазистане произрастает *G. woronowii*. Оба вида хорошо различаются размерами зеленого пятна на внутренних сегментах околоцветника: у *G. ikariae* пятно достигает половины и более сегмента, а у *G. woronowii* оно лишь обрамляет выемку верхушки сегмента. Описанный из Талыша *G. transcaucasicus* Fomin вызывал неоднозначное понимание у разных авторов из-за того, что краткое описание вида и его тип были мало информативны. Это усугубилось еще и тем, что на территории произрастания *G. transcaucasicus*, т. е. в Восточном и Южном Закавказье, Талыше и Северном Иране, оказался другой вид (как теперь установил A. Davis — *G. lagodechianus* Kem.-Nath.), гербарные образцы которого иногда принимали за *G. transcaucasicus*. Коллекция живых растений обоих видов из разных точек ареала и locus classicus *G. transcaucasicus* помогла автору монографии правильно размежевать и определить оба вида. При цитации типа *G. transcaucasicus* была допущена ошибка: фамилия коллектора гербарного образца не «Kowig», а Koenig (сравните: *Scilla koenigi* Fomin = *S. rosenii* C. Koch). Е. Г. Кениг работал в должности консерватора Тифлисского ботанического сада и был известным коллектором, он дважды побывал в Талыше, в 1909 и 1910 гг. (Гроссгейм, 1926). *G. lagodechianus* со всеми приводимыми синонимами полностью соответствует данным З. Т. Артюшенко. Однако в монографии не приведено указание Артюшенко на нахождение этого вида в Дагестане (Хасавъюрт), зато впервые он приводится для Армении, согласно сборам А. Сейсумса в окр. Кафана. Судя по гербарным образцам (LE), *G. lagodechianus*, я полагаю, должен встречаться также в Иране. Интересна история описания и последующего нахождения в природе колхидско-лазистанского эндемика *G. rizehensis* Stern, найденного впервые в Лазистане, близ Ризе (Rizeh — по старым картам). Известный в культуре с 1934 г., он получил научное описание только в 1956 г. В 1959 г. А. П. Хохряков нашел его в Аджарии и напрасно описал как *G. glaucescens* Khokhr. А в 1982 г. *G. rizehensis* был найден близ Сочи, о чем сообщают A. Davis (1999) и Е. В. Мордак (1998). В изданной монографии на стр. 182 есть опечатки: «village of Krasnaya Volyna» — читай с. Красная Воля, «Kachtanvka» — с. Каштаны. Своеобразный и редкий вид *G. krasnovii* Khokhr, так же как и предыдущий, является колхидско-лазистанским эндемиком. *G. platyphyllus* Traub et Moldenke в отличие от многих других видов приурочен к субальпийским и альпийским лугам и является эндемиком Большого Кавказа. Стр. 191 — тип: «Gudgova» — следует писать Gudgora. В разделе «Гибриды» приводятся *G.* × *allenii* Baker (?*G. alpinus* × *G. woronowii*) и *G.* × *grandiflorus* Baker. В разделе «Культивары» в алфавитном порядке приводится большой список культиваров.

Специфика книги A. Davis обусловлена особенностями изученных растений, известных с глубокой древности и благодаря своей привлекательности ставших одними из самых известных и любимых у садоводов Европы и особенно Англии. Как видно из краткого изложения содержания рецензируемой работы, она удачно сочетает в себе научные данные, представляющие интерес для профессиональных ботаников, и практическое использование. Это — прекрасное пособие для всех любителей цветоводства.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артюшенко З. Т.* Амариллисовые СССР. Л., 1970. 179 с.

*Гейдман Т. С.* Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинев, 1986. 637 с.

*Гроссгейм А. А.* Флора Талыша. Тифлис, 1926. 273 с.

*Мордак Е. В.* *Galanthus rizehensis* Stern (*Amaryllidaceae*) — новый вид для флоры России // Нов. сист. высш. раст. СПб., 1998. Т. 31. С. 25—28.

# ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 561

© С. Г. Жилин

## ЧЕТВЕРТЫЕ КРИШТОФОВИЧЕСКИЕ ЧТЕНИЯ, САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, ФЕВРАЛЬ 2001

S. G. ZHILIN. FOURTH KRYSHTOFOVICH LECTURE SERIES, St.-PETERSBURG, FEBRUARY 2001

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
факс (912)234-45-12, e-mail: zhilin@AH 1553.spb.edu
Поступила 13.03.2001

Проведение «Криштофовических[1] чтений» было утверждено 10 апреля 1984 г. (Жилин, 1989, 1991). Ныне, когда мы близки к 50-летней годовщине со дня смерти Африкана Николаевича Криштофовича (ноябрь 2003 г.), его организующая роль в российской палеоботанике все более ярко высвечивается.

**Первые Криштофовические чтения** состоялись 26 ноября 1985 г. и были посвящены главному в научной деятельности Криштофовича — палеофлористике и стратиграфии. Палеофлористика в начале XX в. была мало разработанной палеоботанической дисциплиной. К тому же огромная территория Российской Империи была совершенно не изучена палеоботанически. А стратиграфия в современном понимании и во всем мире лишь начинала к этому времени развиваться.

Материалы Первых Криштофовических чтений были опубликованы в виде сборника под названием «Вопросы палеофлористики и стратиграфии» (Вопросы..., 1989).

**Вторые Криштофовические чтения** состоялись 27 декабря 1988 г. Они были посвящены сравнительной палеофлористике Казахстана и Русской равнины в третичное время (вопросам, постоянно интересовавшим Криштофовича) и изданы в 1991 г. (Формирование..., 1991).

**Третьи Криштофовические чтения** прошли 15—16 декабря 1992 г.

Финансовые трудности помешали публикации материалов «Третьих чтений», поэтому здесь приводится перечень всех состоявшихся тогда докладов. «Третьи чтения» были посвящены систематике ископаемых растений.

Доклады можно сгруппировать по следующим категориям: 1) исследование отпечатков листьев; 2) исследование анатомии листьев и других вегетативных органов растений; 3) изучение остатков генеративных органов растений; 4) изучение (с таксономической позиции) целой палеофлоры (из одного местонахождения или целой группы их).

В первом докладе **С. Г. Жилин** («А. Н. Криштофович как таксономист») кратко изложил принципы систематики ископаемых растений, которыми руководствовался Криштофович в своей практической и педагогической работе. Нужно заметить, что Криштофович в своих докладах, лекциях и беседах пропагандировал необходимость

[1] Введение именно названия «Криштофовические», а не «Криштофовичевские», как по ошибке напечатано в «Тезисах...» (2001 : 1), было в свое время согласовано с авторитетными филологами, в частности с Н. Н. Забинковой и Я. М. Боровским. Кроме того, применение (после шипящих) морфемы —(ч)еск(ий) нормализовано в учебном пособии Г. П. Цыганенко (1982 : 165).

хорошей таксономической проработки вымерших растений. Он неоднократно повторял, что десяток точных определений гораздо ценнее, чем списки с сотнями недостоверно установленных родов и видов.

**Л. Ю. Буданцев** («Морфологические аспекты идентификации ископаемых цветковых растений по остаткам листьев») и **И. А. Ильинская** («К систематике ископаемых *Juglandaceae,* установленных по отпечаткам плодов и листьев» ) рассказали о своем опыте работы с отпечатками листьев цветковых растений. Их позиции несколько различались: Буданцев рассматривал прежде всего проблему так называемых морфотипов как метода исследования, Ильинская — морфологическую близость отпечатков листьев (листочков) и плодов к соответствующим органам современных ореховых.

**Н. Я. Шварёва** («Комплексы миоценовой флоры Великой Угольки в Закарпатье — вопросы систематики») и **А. Г. Штефырца** («Таксономический состав раннесарматской флоры Бурсука, Молдова») таксономически рассмотрели изучаемые ими флоры, состоящие преимущественно из цветковых растений. Они сосредоточили внимание на точности определения изучаемых в составе палеофлор родов и видов вымерших растений.

**А. Г. Андреев** в докладе «О трудности различения родов *Cornus* и *Swida* по признакам листьев» изложил, применительно к третичным растениям, проблему опознания в ископаемом состоянии остатков листьев 2 близких друг другу современных родов покрытосеменных (современные образцы которых распознаются как отдельные роды лишь по совокупности генеративных и вегетативных признаков).

**С. Г. Жилин** («Номенклатурные и таксономические проблемы в роде *Palibinia*») рассказал о трудности отнесения к современному семейству цветковых растений вымершего палеогенового рода *Palibinia,* распространенного в геологическом прошлом почти по всей внетропической Евразии, от Англии до востока Китая.

**В. Ф. Тарасевич** доложила «О первой находке *Leea (Leeaceae)* в среднем миоцене Тамбовской области» по палеопалинологическим материалам.

Трое сотрудников БИН (**О. Н. Арбузова,** «Представители *Taxodiaceae* в позднеолигоценовой флоре Лагерного Сада, Томск», **Л. Б. Головнёва,** «Систематика и номенклатура позднемеловых *Taxodiaceae*» и **Д. В. Громыко,** «К систематике третичных *Taxodiaceae* по данным анатомии древесины») рассказали, каждый по данным своей специализации, а именно палеокарпологии, палеофиллогнозии и палеоксилотомии, о находках меловых и третичных представителей *Taxodiaceae.*

**В. А. Самылина** («Значение эпидермальных признаков листьев для целей таксономии в разных группах мезозойских голосеменных») говорила о палеостоматографических методах изучения голосеменных растений из мезозоя.

**Г. Н. Садовников** («Таксономия плевромейевых севера Сибири») сделал сообщение о систематике целой группы вымерших растений.

**Е. В. Железкова** в докладе «Вероятное родство *Pleuromeia rossica* и *Trileites polonicus* по данным электронно-микроскопического исследования мегаспор» рассказала о трудной проблеме идентификации ископаемых мегаспор, определенных по разным классификационным системам.

**С. В. Наугольных** («Ревизия пермских *Psygmophyllum* (*Gymnospermae*) Среднего Приуралья») представил слушателям свою ревизию палеозойской группы из голосеменных.

**А. Л. Юрина** и **О. Н. Путятина** («Проблемы разграничения некоторых гинкгоподобных мегафилльных растений палеозоя») коснулись очень важной темы познания разнообразия в пределах полностью вымершей группы, единственным представителем которой в современной флоре является *Ginkgo.*

**А. К. Щеголев** сделал доклад «Некоторые вопросы номенклатуры и систематики палеозойских растений».

Доклад **Н. С. Снигиревской** должен был быть посвящен «Положению рода *Orestovia* в системе высших растений» (резюме, составленное Снигиревской, прочел Жилин).

**Н. Г. Васильева** («О принципах выделения видов на примере восточно-уральских раннекарбоновых *Rhodeopteridium*») с оригинальной позиции рассмотрела систематику одного вымершего рода.

На Третьих чтениях многими участниками было выражено удовлетворение проведенной конференцией и высказано желание продолжать на следующих встречах обсуждение таксономических вопросов.

Однако невозможность издания материалов Третьих чтений (из-за финансовых трудностей), а также восьмилетний перерыв в наших заседаниях, видимо, таким образом повлияли на организаторов будущих Четвертых чтений, что у них возникло ощущение необходимости дать большую тематическую свободу участникам предстоящей встречи.

**Четвертые Криштофовические чтения** состоялись 2 и 3 февраля 2001 г. в С.-Петербурге (БИН РАН) под названием «IV чтения памяти А. Н. Криштофовича. Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы». В оргкомитет вошли чл.-корр. РАН Л. Ю. Буданцев (председатель), Л. Б. Головнёва, Д. В. Громыко и А. В. Хваль. Проведение чтений стало возможным благодаря получению гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-58003). К началу заседаний были изданы тезисы почти всех прочитанных докладов (Тезисы..., 2001). В брошюру, естественно, вошли и тезисы докладов авторов, которые не смогли приехать на «Чтения». Председательствовали на заседаниях Буданцев и Жилин. По окончании всех докладов состоялась экскурсия в тропические оранжереи Ботанического сада БИН. На Четвертых чтениях присутствовали докладчики из ближнего и дальнего зарубежья (П. В. Шилин из Казахстана и профессор В. А. LePage из США).

После вступительного слова **Л. Ю. Буданцева** (заведующий Лабораторией палеоботаники БИН, С.-Петербург) с докладом «Разнообразие научных интересов А. Н. Криштофовича в палеоботанике» выступил **С. Г. Жилин** (БИН). Докладчик рассказал историю возникновения у Криштофовича (в студенческое время, в 1906—1907 гг.) интереса к палеоботанике и о том, как первичное увлечение превратилось в неистребимую страсть к изучению прошлого растительного мира. И хотя он был исследователем преимущественно мезозойской и третичной флор, в списке его научных работ (более 500 названий) легко найти статьи по четвертичной флоре и большое количество статей по сравнительной флористике и климатам палеозоя.

Несколько докладчиков выступили с сообщениями теоретического характера. Так, **П. В. Шилин** в соавторстве с **Н. К. Аралбаевым** (Институт ботаники и фитоинтродукции, Алматы) прочел доклад «Исторические корни эндемизма флоры Зайсанской впадины». В их докладе речь шла о современной флоре Призайсанья и возможности установить на основании изучения ископаемых остатков причины сравнительно высокой степени эндемичности этой флоры. **Ю. Г. Гор** и **П. Г. Падерин** (Центральная арктическая геологоразведочная экспедиция, С.-Петербург) в докладе «Информативность позднепалеозойской ангарской флоры и ее использование для геологических построений» осветили общие аспекты использования палеоботанических данных в геологии. **С. Г. Жилин** в докладе «Происхождение северной умеренной флоры — проблема, все более уходящая в глубь геологического времени» указал на палеоботанические возможности разрешения вопроса, впервые поставленного перед ботаниками полтораста лет назад. Первые умеренные элементы возникли в позднемеловое время, в сеноне. В палеоцене их распространение было уже субглобальным.

Палеозойской флоре посвятили свой интересный доклад **С. М. Снигиревский** и **О. А. Орлова** (СПбГУ и МГУ) под названием «Некоторые новые находки плауновидных и членисто-стебельных растений в визейских отложениях северо-западного крыла Московской синеклизы».

Мезозойские флоры были освещены в нескольких докладах. **А. И. Киричкова** и **Т. А. Травина** (Всероссийский геологоразведочный институт (ВНИГРИ), С.-Петербург) в докладе «Юрская флора Иркутского угленосного бассейна» рассказали об уточнении систематического состава и возраста этой палеофлоры, а также об истории ее исследования. Они же в соавторстве с **Л. И. Быстрицкой** (Томский университет)

и **Н. В. Носовой** (БИН) сделали доклад «Род *Phoenicopsis* (*Czekanowskiales*): систематика, история, значение для стратиграфии». Этот доклад (Киричковой, Быстрицкой, Носовой и Травиной) был посвящен палеостоматографии (исследованию ископаемой эпидермы, в частности устьиц).

**И. В. Васильев** (ВСЕГЕИ, С.-Петербург) представил интересное стендовое сообщение «Мезозойская флора Ирана», основанное на многолетнем изучении палеоботанических коллекций в Тегеране.

**В. Ф. Тарасевич** (БИН) рассказала об очень важной работе под названием «О морфологии и ультраструктуре ископаемой пыльцы из мела Казахстана, сближаемой с представителями сем. *Chloranthaceae*», основанной на извлечении единичных пыльцевых зерен из сеноманско-туронских отложений, тончайшем процессе анатомирования их и изучении препаратов в трансмиссионном электронном микроскопе.

**А. В. Хваль** (БИН) в докладе «Морфологическое разнообразие семян и плодов в среднемеловом местонахождении Качар (Северный Казахстан)» представил краткий обзор 40 видов хвойных и цветковых растений очень хорошей анатомической сохранности, исследованных при помощи сканирующего электронного микроскопа. Этот доклад продемонстрировал с несомненностью, что меловая карпология в России, едва намеченная предыдущими исследованиями (работы П. И. Дорофеева, С. Г. Жилина, И. А. Корчагиной, E.-M. Friis и С. И. Фруминой), уже существует.

**П. В. Шилин** (Институт ботаники и фитоинтродукции, Алматы) выступил с докладом «Основные итоги изучения флоры мезофита и раннего кайнофита Казахстана», в котором, расширив возрастные границы, рассказал также и об истории изучения палеозойских флор Казахстана.

Пограничным ситуациям между флорами мела и палеогена было посвящено выступление **Е. В. Бугдаевой** (Биолого-почвенный институт, Владивосток), подготовившей, в соавторстве с **В. С. Маркевич,** очень важный доклад «К вопросу о возрасте цагаянской флоры Приамурья», основанный на палинологических данных и стратиграфических сопоставлениях. Близким по теме к этому сообщению было исследование **А. Г. Аблаева** (Тихоокеанский океанологический ин-т, Владивосток), **Ченсень Ли, Ю-фей Вана** и **Гуан-пин Фена** (Институт ботаники, Пекин) и **Д. В. Громыко** (БИН), представленное в тезисах. Само название несостоявшегося доклада «К вопросу о возможности установления точного возраста палеоценовой флоры Вуюня, северо-восток Китая» (Тезисы..., 2001 : 5—6) свидетельствует о сопряжённости этих сообщений.

Близкие к мелу флоры палеогена обсуждались в докладе **Л. Б. Головнёвой** (БИН), которая сделала весьма важное палеофлористическое рассмотрение под названием «Палеоценовая флора Гренландии и ее связи с другими арктическими флорами через Берингийский и североатлантические мосты». Особенно интересно было услышать про «мост ДеГира» и «Тулеанский мост» в Северной Атлантике, но и «Берингийский мост» не менее важен. Тем более что флористические связи палеофлор Корякского нагорья осуществлялись через обе группы «мостов».

Межконтинентальным связям палеофлор начала палеогена были также посвящены следующие доклады.

**Л. Ю. Буданцев** в докладе «Предварительные итоги изучения палеогеновой флоры Камчатки» и **И. А. Озеров** (БИН) в совместном сообщении с **Л. Ю. Буданцевым** («Хараулахская раннепалеогеновая флора — новое звено в палеофлоре азиатской Берингии») рассмотрели очень интересные соотношения палеоценовых и эоценовых флор северо-востока Азии и Северной Америки. С этими докладами удачно сочеталось выступление **B. A. LePage** (University of Pennsylvania, USA) с соавторами (**C. J. Williams, D. R. Vann, A. H. Jahren, A. H. Johnson,** John Hopkins University, USA), сделанное на английском языке «Palaeoecology and climate of Eocene fossil forests, Canadian High Arctic» («Палеоэкология и климат эоценовых ископаемых лесов канадской Арктики»).

Группа петербургских палеоботаников (**С. В. Викулин, О. Н. Арбузова, Д. В. Громыко** из БИН и **Ж. В. Бурова, Л. А. Панова** из ВСЕГЕИ) выступила с докладом

«Новые данные по третичным хвойным центральной России и сопредельных государств», который сочетал данные по палеофиллогнозии, палеостоматографии, палеокарпологии, палеоксилотомии и палеопалинологии.

Два палеокарполога сделали доклады по третичным и четвертичным остаткам плодов и семян: **О. Н. Арбузова** (БИН) — «Семена *Capparaceae* из палеогена и неогена России и сопредельных государств» и **С. С. Трофимова** (Институт экологии растений и животных, Екатеринбург) — «Палеокарпологические данные северной части Западной Сибири в четвертичное время».

Особенного упоминания заслуживают доклады, посвященные ультраструктурным, биохимическим и генетическим исследованиям ископаемых растений.

В докладе, сделанном **С. В. Викулиным** (БИН), **А. Ф. Топуновым** (Институт биохимии РАН) и **С. Г. Жилиным** (БИН) при соавторстве с **R. C. Phillips** (Seattle Pacific University, USA), **О. В. Яковлевой** (БИН) и **С. Е. Садогурского** (Никитский ботанический сад, Украина), озаглавленном «Находка ископаемого хлорофилла в анатомически сохранившихся зостероидных листьях из межигорской свиты (верхний эоцен — нижний олигоцен) в западной части Русской равнины», помимо сообщения об ископаемом хлорофилле, было рассказано и о сохранившихся ископаемых ультраструктурах листьев.

К сожалению, не состоялся доклад **А. Л. Юриной** («Таксоны высоких рангов, прежде не отмечаемые в девонской флоре Казахстана, выявленные при помощи электронной микроскопии»), в котором, судя по опубликованному реферату (Тезисы..., 2001 : 50—52), было бы сообщено о применении электронной микроскопии при исследовании раннепалеозойских растений.

**А. М. Ефимовым** в соавторстве с **И. А. Озеровым, А. А. Добрышом** и **Э. М. Мачсом** (БИН) был сделан доклад под названием «Особенности использования молекулярно-генетических методов в палеоботанике». В нем было рассказано о первой попытке установить ДНК на материале раннеэоценовых ископаемых листьев из Якутии. Этот доклад явился как бы почином, своего рода затравкой для организации будущих исследований по палеогенетике (они уже начаты Ефимовым по материалам Жилина и Озерова при участии О. В. Яковлевой и Н. М. Николашиной).

Четвертые чтения были завершены семинаром «Разработка баз данных и применение компьютерных программ в палеоботанике», на котором было сделано 2 сообщения: **А. И. Киричковой** и **Т. А. Травиной** «Банк данных по учету и хранению коллекционных палеонтолого-стратиграфических материалов» и **А. В. Хваля** «Опыт создания базы данных Лаборатории палеоботаники Ботанического ин-та РАН». Каталогизация и ревизия обширнейших палеоботанических коллекций представляются в наши дни крайне необходимыми. Создание баз данных является основой компьютерного анализа палеоботанических материалов.

На Четвертых чтениях произошло явное расширение тематики докладов, сравнительно с предыдущими Чтениями. Были сделаны доклады по палеозою, мезозою и кайнозою, по палеофлористике и таксономии вымерших растений, по морфологии и анатомии, по ультраструктурным, палеогенетическим и палеобиохимическим исследованиям. Особо следует отметить участие иностранных докладчиков.

Своеобразный «запас» возможностей российской палеоботаники можно обнаружить среди докладов, которые не были прочитаны, но представлены в «Тезисах...» (2001). Перечислю лишь некоторые из них: **И. А. Ильинская** «О результатах ревизии ископаемых остатков листьев *Populus* на территории бывшего СССР», **А. П. Меликян, А. В. Бобров, М. С. Романов** «Концепция ревизии порядка *Cupressales* s. l. и систематическое положение рода *Archicyparis*».

Четвертые Криштофовические чтения показали заметный прогресс палеоботаники в России, на что указывает применение анатомических, ультраструктурных, биохимических и молекулярно-биологических методов исследования. Этому способствует также появившийся опыт разработки баз данных. Традиционные отрасли палеоботаники, в первую очередь палеофлористика, а также палеофиллогнозия (в частности, палеостоматография), палеоксилотомия, палеокарпология и палеопалино-

логия, постепенно обогащающиеся новыми методами и подходами, весьма хорошо были представлены на Четвертых Криштофовических чтениях. Заслуживает специального упоминания начало успешного развития в России меловой карпологии. Приятно отметить участие в Чтениях молодых палеоботаников.

Очень сильное влияние Криштофовича на отечественную и мировую палеоботанику общеизвестно и неоспоримо. Благодаря его авторитету и феноменальному воздействию на умы ботаников и геологов во многих местах возникли палеоботанические школы (Жилин, 1998), которые существуют и поныне. Становится очевидным, что память о Криштофовиче, великом палеоботанике России, не исчезнет.

Статья подготовлена к изданию с помощью средств, полученных по гранту Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48543).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Вопросы* палеофлористики и стратиграфии / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1989. 104 с.

*Жилин С. Г.* Предисловие // Вопросы палеофлористики и стратиграфии / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1989. С. 3—4.

*Жилин С. Г.* Предисловие // Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины. Криштофовические чтения / Под ред. С. Г. Жилина. Л., 1991. Вып. 2. С. 7—8.

*Жилин С. Г.* О палеоботанических школах в России // Академические научные школы Санкт-Петербурга / К 275-летию Академии наук. СПб., 1998. С. 65—89.

*Тезисы* IV Чтений памяти А. Н. Криштофовича. Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. Санкт-Петербург, 2—3 февраля 2001 г. СПб., 2001. 61 с.

*Формирование* эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины. Криштофовические чтения / Под ред. С. Г. Жилина. Л., 1991. Вып. 2. 136 с.

*Цыганенко Г. П.* Словарь служебных морфем русского языка. Киев, 1982. 241 с.

# В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58:061.231

© А. Ф. Лукницкая

## О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ АЛЬГОЛОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ РБО (ЗА ПЕРИОД С ЯНВАРЯ 1998 ПО АПРЕЛЬ 2001 г.)

A. F. LUKNITSKAYA. ON ACTIVITY OF THE SECTION OF ALGOLOGY, RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY (FROM JANUARY 1998 TO APRIL 2001)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 23.08.2001

В настоящее время альгологическая секция Русского ботанического общества (РБО) насчитывает немногим более 20 членов, живущих в С.-Петербурге и принимающих наиболее активное участие в работе секции. Это представители С.-Петербургского ун-та (СПбГУ), Института озероведения РАН, Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (БИН). На заседаниях секции часто можно увидеть и сотрудников других институтов, например: Зоологического ин-та РАН (ЗИН), Биологического научно-исследовательского ин-та при СПбГУ (БиНИИ), а также других лабораторий БИН. В 1998 г. ученым секретарем секции была избрана А. Ф. Лукницкая. В 2000 г. секция понесла большую утрату — 9 апреля скончалась ее бессменный и активный председатель И. В. Макарова. 20 декабря 2000 г. на очередном заседании секции председателем секции была избрана К. Л. Виноградова.

Отчет о деятельности секции охватывает период с января 1998 по апрель 2001 г. (хотя научные заседания секции обычно начинаются в октябре—ноябре и заканчиваются в апреле). За это время было проведено 20 заседаний, тематика которых была разнообразной. Помимо проведения традиционных научных заседаний по основным направлениям альгологии (флористика, систематика, таксономия, экология, эволюция и филогения) мы искали и новые формы работы. В рамках Федеральной целевой программы (ФЦП) «Интеграция» с целью привлечения к работе в секции студентов совместно с лабораторией микробиологии СПбГУ был организован цикл семинаров на тему «Цианофиты как объект экспериментальной микробиологии». Всего было заслушано 5 лекций, на которых в качестве докладчика выступал доктор биологических наук, профессор А. В. Пиневич. Все заседания проходили с большим интересом, тематика лекций привлекала довольно многочисленную аудиторию (более 20 человек). Обсуждение было всегда активным с большим количеством интересных вопросов.

Определенная часть секционных заседаний носила информативный характер. Сотрудники БИН и других организаций, посетившие международные конгрессы, совещания или симпозиумы, выступали с впечатлениями о поездках. О. В. Гаврилова (БиНИИ при СПбГУ) доложила о деятельности 6-го Международного фикологического конгресса и 5-го Международного симпозиума по золотистым водорослям; Н. И. Стрельникова (кафедра ботаники СПбГУ) рассказала о 15-м Международном симпозиуме диатомологов (сентябрь—октябрь 1998 г., Австралия) и о 16-м Международном диатомовом симпозиуме (25 августа—1 сентября 2000 г., Афины, Греция).

Одной из задач работы нашей секции было привлечение возможно большего числа молодежи к активному участию в работе секции. Молодые специалисты из Института озероведения РАН О. А. Павлова и А. Л. Афанасьева выступили с интересными докладами о современном состоянии фитопланктона Суздальских озер (окр. С.-Петербурга) и об особенностях формирования планктонных альгоценозов в системе мелководных зарастающих озер. На заседании секции в марте 2000 г. 2 студентки кафедры ботаники СПбГУ (А. Р. Нестерова и Е. А. Бутакова) выступили с сообщением об альгофлоре фитопланктона и перифитона р. Исеть (Урал). Начинающим специалистам было задано много вопросов, высказано несколько критических замечаний и даны полезные советы для дальнейшей научной работы. При этом все присутствовавшие выразили единогласное мнение о необходимости более активного привлечения студентов к работе в секции РБО в качестве докладчиков.

В работе секции практикуется проведение совместных с Лабораторией альгологии БИН научных семинаров, на которых заслушиваются научные сообщения, а также обсуждаются кандидатские и докторские диссертации. Эта практика способствует поддержанию контактов альгологов и более всестороннему анализу рассматриваемых научных работ. Так, дважды в 1999 г. на секции выступал Р. М. Гогорев с докладами по кандидатской диссертации («Морфология и таксономия рода хетоцерос» и «Сравнительный анализ рода хетоцерос в морях Арктики»), Ю. Б. Околодков по теме докторской диссертации (с докладами «Изучение морских ледовых и планктонных сообществ Арктики и Антарктики» и «Динофлагеллаты морей Евразийской Арктики: состав, эволюция и география»). Было отмечено, что группа динофлагеллат — одна из труднейших групп водорослей и что докладчиком проработан огромный материал из труднодоступных и малоизученных районов.

Организаторы секции стараются использовать все возможности для того, чтобы привлечь к участию в работе секции альгологов из других городов России. В декабре 2000 г. о сезонном росте и размножении водорослей-макрофитов Баренцева моря рассказала Е. В. Шошина (Мурманский морской биологический ин-т), а 6 марта этого же года Г. М. Воскобойников (сотрудник того же института) на совместном заседании секции и научного семинара Лаборатории альгологии доложил о морфофункциональных изменениях у промысловых и перспективных для использования водорослей Баренцева моря в онтогенезе и под влиянием факторов внешней среды. Оба доклада вызвали большой интерес слушателей и активное обсуждение.

Нельзя не отметить активное участие членов альгологической секции в работе оргкомитета по подготовке и проведению II (X) Делегатского съезда РБО, который состоялся в С.-Петербурге с 26 по 30 мая 1998 г. На этом съезде секция была представлена более 40 альгологами из 10 городов России, а также Украины. Было проведено 3 заседания, на которых было обсуждено 12 докладов и 10 стендовых сообщений. А. В. Пиневич (СПбГУ) выступил с докладом на пленарном заседании съезда. Сотрудники Лаборатории альгологии БИН подготовили 5 докладов.

В апреле 2000 г. была организована и проведена юбилейная Международная конференция, посвященная 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в БИН РАН «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность» (24—28 апреля 2000 г., С.-Петербург). К. Л. Виноградова подготовила доклад «Альгологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова», в котором отразила все основные вехи развития альгологических исследований в Ботаническом ин-те, начиная с 1898 г. по настоящее время. Активное участие в проведении этой конференции принимали и другие альгологи. А. Ф. Лукницкая являлась членом оргкомитета конференции и одним из составителей сборника, посвященного трудам этой конференции (всего в сборнике опубликовано 54 альгологические статьи).

Альгологическая секция традиционно (приблизительно раз в 2—3 года) посвящает свои заседания памяти выдающихся российских альгологов, которые проводятся в виде конференций или отдельных заседаний. Лаборатория альгологии БИН РАН совместно с РБО провела I Всероссийскую альгологическую конференцию «Современное

состояние альгологических исследований в России», посвященную памяти наших альгологов — А. Д. Зиновой (95 лет со дня рождения), М. М. Голлербаха и В. И. Полянского (90-летие со дня рождения). Председателем оргкомитета конференции была К. Л. Виноградова, а ученым секретарем А. Ф. Лукницкая. В конференции приняло участие более 50 человек из разных городов России (Архангельск, Борок Ярославской обл., Киров, Москва, Нижний Новгород, Сыктывкар, Уфа и Якутск), а также из различных учреждений С.-Петербурга. Всего было сделано около 60 докладов, из них 7 — сотрудниками Лаборатории альгологии. Кроме того, были проведены отдельные заседания, посвященные памяти А. Д. Зиновой и М. М. Голлербаха. Последнее заседание секции, проведенное в апреле 2001 г., было посвящено памяти Ираиды Викторовны Макаровой. С докладом на тему «Сублиторальные сообщества бентосных макроводорослей Конгсфьорда» (Западный Шпицберген) выступил Н. А. Ковальчук (БИН РАН).

В заключение следует отметить, что главной задачей альгологической секции РБО являются повышение интереса к альгологическим исследованиям и вовлечение в работу более широкого круга специалистов, в первую очередь молодых.

---

УДК 0.02.704.315:006.3(571.6) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© В. П. Верхолат

# ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2000 ГОДУ

V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2000

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Поступила 13.04.2001

На конец декабря 2000 г. в Приморском отделении Ботанического общества зарегистрирован 131 член. Основное ядро составляют научные сотрудники различных подразделений Дальневосточного отделения Российской Академии наук (ДВО РАН) в г. Владивостоке и в других городах (Благовещенск, Южно-Сахалинск, Биробиджан, Комсомольск-на-Амуре, Дальнегорск, Анадырь). За прошедший год на общем собрании было рассмотрено 4 заявления Биолого-почвенного ин-та (БПИ) ДВО РАН и Тихоокеанского ин-та биоорганической химии с просьбой принять их в ряды общества.

В этом году отделение понесло потери. На 54-м году после упорной борьбы с тяжелой болезнью ушла из жизни Стелла Казаровна Гамбарян — бриолог, занимающаяся довольно редкой группой мхов. В последний путь проводили сотрудника Тихоокеанского ин-та географии В. В. Татаринова, который не был членом Ботанического общества, но неоднократно выступал с докладами и был частым гостем на собраниях.

За последние 2 года из рядов Приморского отделения Ботанического общества по разным причинам выбыли 9 человек: Г. А. Белая, Т. Г. Буч, С. М. Владимиров, С. К. Гамбарян, В. Л. Морозов, Л. Л. Умудова, В. А. Романюк, Н. В. Сурмач, С. С. Харкевич.

В течение 2000 г. было проведено 5 заседаний Приморского отделения РБО, на которых было заслушано 3 научных доклада, доложена информация о работе Международного симпозиума, научного съезда и совещания, сделано сообщение об экспедиционных работах в заповедниках.

**Валерий Алексеевич Недолужко** (д. б. н., директор Ботанического сада-института ДВО РАН) на февральском заседании поделился своими впечатлениями о работе

10-го Московского совещания по филогении растений (г. Москва, 1999), посвященного памяти В. Н. Тихомирова, и 2-го съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров (г. С.-Петербург, 1—5 февраля 2000 г.). Сделав краткий обзор докладов, зачитанных на совещании, В. А. Недолужко изложил основные положения своего сообщения «Существуют ли доказательства первичности древесных биоморф у покрытосеменных?», вокруг которого развернулась оживленная дискуссия.

**Надежда Ивановна Блохина** (к. г.-м. н., зав. лабораторией палеоботаники БПИ ДВО РАН) на октябрьском заседании сделала краткое сообщение о работе III Международного симпозиума «Строение, свойства и качество древесины» (11—14 сентября 2000 г., г. Петрозаводск). После анализа программы симпозиума Надежда Ивановна прочитала научный доклад на тему: «Анализ возрастной изменчивости анатомических признаков древесины лиственницы ольгинской и корреляция с условиями произрастания дерева» (в соавторстве с В. Ю. Минхайдаровым — Приморская сельскохозяйственная академия, С. А. Снежковой — Дальневосточный государственный ун-т). На примере лиственницы ольгинской впервые для рода *Larix* была прослежена возрастная изменчивость анатомических признаков древесины по радиусу и высоте ствола и выявлена корреляция с условиями произрастания. В результате удалось выявить хорошую приспособляемость анатомической структуры древесины лиственницы к произрастанию на прибрежных ветробойных горных скалистых склонах. Это позволило отнести лиственницу ольгинскую к породам-пионерам и высказать предположение о ее горном происхождении. С учетом новейших палеоботанических данных появление и формирование лиственницы ольгинской могло происходить в пределах горной системы Сихотэ-Алинь. Доклад был заслушан с большим интересом, вызвал много вопросов и оживленную дискуссию. Весьма интересной была признана высказанная гипотеза о роли спиральных утолщений в придании древесине повышенной прочности, что необходимо при произрастании деревьев на прибрежных ветробойных скалах. Роль этих структур до сих пор неясна и дискуссионна. Однако предложенные доказательства высказанной гипотезы признаны довольно убедительными. Выступавшие отметили, что проводится мало исследований по экологической анатомии древесины, что конечно связано с определенными трудностями в постановке и обеспечении работ и интерпретации полученных результатов. Отмечалось также, что проводимые исследования сосредоточены по существу только на изучении структуры годичных колец, тогда как в исследованиях Н. И. Блохиной применен комплексный подход и исследовано изменение структуры древесины (как реакция на условия произрастания) во всех трех направлениях. Была высказана точка зрения, что подобные исследования необходимо проводить и на других древесных породах, особенно относящихся к лесообразователям на российском Дальнем Востоке.

**Елена Александровна Хихлуха** (с. н. с. отдела селекции и семеноводства Приморской овощной опытной станции) на февральском заседании рассказала о результатах селекционной работы по выведению сортов пасленовых (томат, перец, баклажан), которые ведутся на станции с 1990 г. Начиная с 1994 г. ежегодно изучается по 500—700 сортов, гибридов и селекционных образцов, принадлежащих к этим 3 культурам. Основное направление работы — адаптивная селекция. Уже имеются и практические результаты исследований: 4 сорта переданы в Государственное испытание, из которых 3 успешно эти испытания прошли и занесены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию и районированию по Дальневосточному региону России. Доклад получил высокую оценку со стороны присутствующих на заседании членов общества и гостей.

**Сергей Геннадьевич Кудрин** (н. с. Хинганского государственного природного заповедника) сделал доклад по материалам собственных исследований флоры заповедника, которые он оформил в виде диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. В конспекте флоры приводится 1065 видов сосудистых растений, из которых 73 вида ранее не указывались для Нижне-Зейского флористического района, у 136 видов уточнены границы ареалов. Включенными в

«Красную книгу РСФСР» являются 18 видов исследуемой флоры и 97 сосудистых растений рекомендованы к охране на региональном уровне («Редкие и исчезающие растения Амурской области»). Выступающие высоко оценили вклад С. Г. Кудрина в изучение флоры заповедника, большой объем фактического материала, на основании которого написана работа, а также сделали ряд замечаний по оформлению диссертации, корректировке защищаемых положений и композиции доклада.

Большую аудиторию собрало заседание, на котором **А. В. Галанин** (д. б. н., заведующий Лабораторией геоботаники БПИ ДВО РАН) рассказал о результатах экспедиции, состоящейся летом 2000 г. в Сохондинский биосферный заповедник с целью переописания растительности на постоянных пробных площадях, заложенных автором в 1983—1984 гг. совместно с А. В. Беликович. В процессе полевых работ практически на всех площадях установлены существенные изменения в составе сообществ и обилии видов, что свидетельствует, по мнению докладчика, о глобальных изменениях климата в центре Азии. Все сдвиги во флоре и растительности заповедника, произошедшие за 17 лет, говорят об устойчивой аридизации климата. Сообщение было иллюстрировано прекрасными фотографиями. По договору с Сохондинским заповедником проведена экспедиция для обоснования трансграничного национального парка «Ононский». Обследованы территории, расположенные вдоль границы с Монголией. Об итогах экспедиционных работ рассказала **А. В. Беликович** (с. н. этой же лаборатории). В ходе экспедиции был собран обширный гербарий и составлены описания растительности Онон-Бальджинского хребта и межгорных котловин. Доклад сопровождался показом оригинальных фотографий растений и растительных сообществ Ононской Даурии.

Уже по сложившейся давней традиции в конце года (25 декабря) были проведены очередные, 54-е, Комаровские чтения, которые состоялись в зале Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН. Было зачитано 7 докладов: С. Д. Шлотгауэр, М. В. Крюкова, Л. А. Антонова, Т. Н. Толмачева (ИВЭП ДВО РАН, г. Хабаровск) — «Анализ флоры Хабаровского края»; Н. С. Пробатова (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Филогенетические связи, география и дифференциация рода злаков Арктомятлик»; С. В. Осипов, Т. А. Безделева (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Таксономический состав и экобиоморфы сосудистых растений в таежно-гольцовых ландшафтах Буреинского нагорья»; В. В. Якубов, О. А. Чернягина, О. О. Новикова (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток; Кроноцкий заповедник, г. Петропавловск-Камчатский) — «Флора и растительность района строящейся Мутоновской геотермальной станции — п-ов Камчатка»; Ю. И. Манько, Г. А. Гладкова (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Массовое усыхание пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке: основные итоги изучения»; В. П. Селедец (ТИГ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Экологические шкалы как источник информации о роли видов растений в экосистемах островов и морских побережий»; Т. А. Кузнецова (Хинганский заповедник) — «Пространственная эколого-фитоценотическая структура хвойно-широколиственных лесов Хинганского заповедника». Зачитанные доклады подготовлены в очередное издание «Комаровских чтений».

В 2000 г. был опубликован 44-й выпуск «Комаровских чтений», в который вошли доклады, прочитанные на 51-х и 52-х (частично) чтениях 1997—1998 гг.

# ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов),
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются),
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail,
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи. 3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.

3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

**Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей**

**ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE***

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26. 01. 2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)
Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae.*

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основ-

ного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилия авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации должны быть пригодны для непосредственного воспроизведения. Формат представляемых иллюстраций не должен превышать $28 \times 38$ см.

Рисунки должны быть понятными, надписи размечены в соответствии с текстом. Рисунки должны содержать минимум надписей. Имеющиеся на рисунках детали обозначаются арабскими цифрами или строчными буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подрисуночной подписи. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте.

Фотографии должны быть напечатаны на белой глянцевой бумаге с накатом и иметь четкое изображение. Фотоснимки с коричневым тоном и зернистой поверхностью не принимаются. Первый экземпляр фотографий представляется без каких-либо пометок на лицевой стороне; на втором экземпляре, используемом в качестве макета, наносятся все обозначения тушью. Фотографии должны быть представлены нескрепленными в конверте. Если фотоснимков много, то желательно представить макет расположения фотографий на листе (в виде ксерокса на листе или дополнительно наклеенных на листе фотоснимков). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения не обязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются.

Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами. Содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку.

На графиках на осях следует указывать только измерявшиеся величины, а в подписи указать, что приведено на оси абсцисс и на оси ординат и размерности величин. Например: «По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы».

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, З, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, З — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{O}$ — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль, не подчеркивать. Римские цифры I, $\overline{\underline{II}}$, III и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов также: «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала все русские и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем все иностранные. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту представления библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)» (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботанических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи желательно приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная версия материалов позволяет улучшить качество подготовки материалов к публикации. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукописи она регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

**Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.**

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet по адресу: www. botanyspb. newmail.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр.

**Статьи следует направлять по адресу:**

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

## CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 1) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 1) Стр.

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ!

В статьях после аннотации отдельной строкой следует приводить КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА с заголовком **«Ключевые слова»**, если статья на русском языке, или **«Key words»**, если статья написана на английском языке.

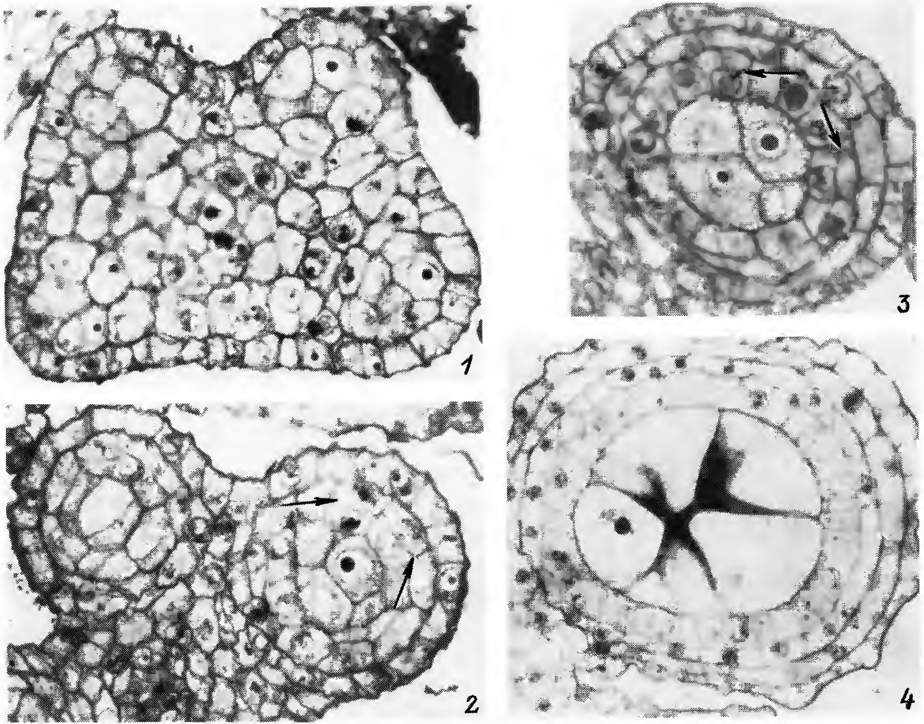



Таблица I. Развитие пыльника нормального растения *Zea mays* L. (поперечные срезы).

*1* — дифференцирующиеся археспориальные клетки; *2* — формирование вторичного париетального слоя (периклинальные деления первичного париетального слоя); *3* — образование эндотеция и тапетума (периклинальные деления вторичного париетального слоя); *4* — гнездо пыльника с полностью сформированными слоями пыльника и микроспороцитами в профазе I мейоза (*1, 2, 3* — ×500; *4* — ×400).

К с. 30

Таблица II. Развитие пыльника *Zea mays* L. мутантного растения mac1 (поперечные срезы).

*1* — начало деления археспориальных клеток; *2, 3* — формирование гнезда пыльника (деление археспориальных клеток); *4* — сформированное гнездо пыльника с дегенерирующими микроспороцитами (*1—3* — ×500; *4* — ×400).

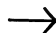
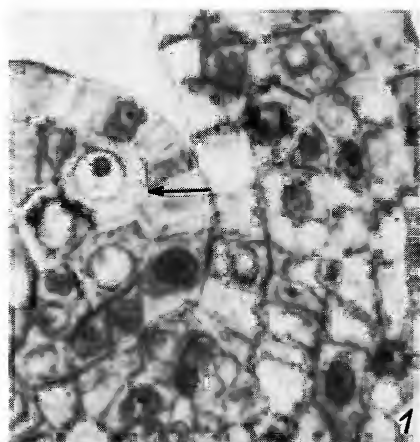
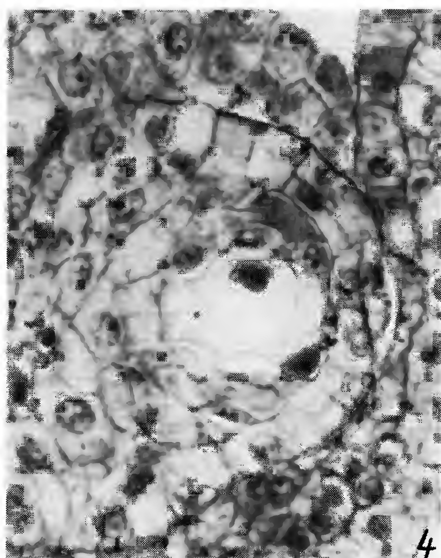


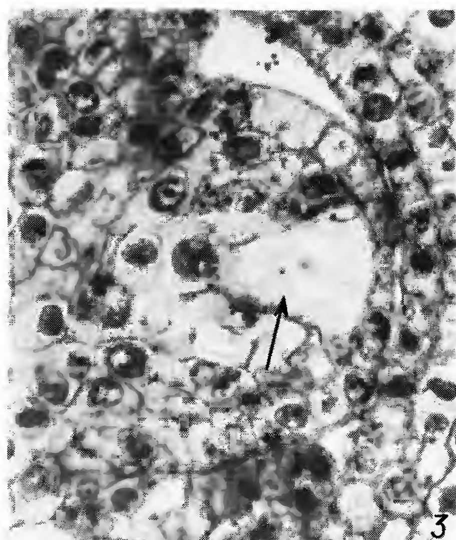
Таблица III. Развитие семяпочки нормального растения *Zea mays* L. (продольные срезы).

*1* — дифференциация археспориальной клетки; *2* — нуцеллус с формирующимся внутренним интегументом; *3* — материнская клетка макроспор; *4* — деление клеток эпидермиса нуцеллуса (МКМ в стадии профазы I мейоза); *5* — стадия 8-ядерного зародышевого мешка с развитым нуцеллярным колпачком и сформированными внутренним и наружным интегументами; (*1, 3, 4* — фрагменты нуцеллуса ×500; *2* — ×310; *5* — ×150 — общий вид семяпочки).

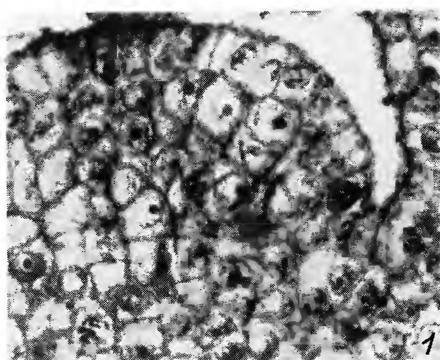

1


4


2

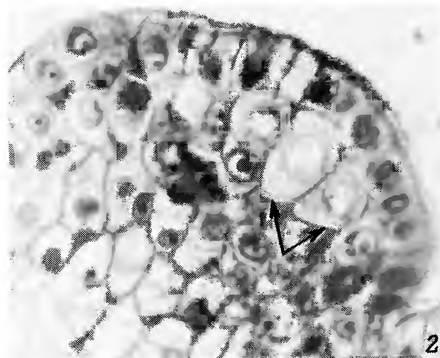

3


5













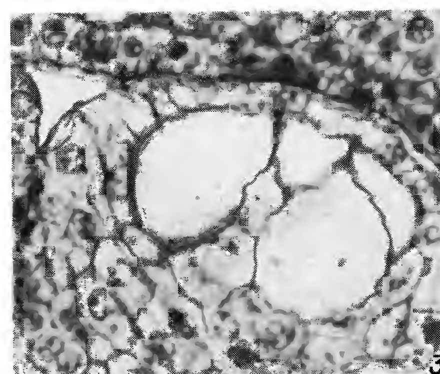



Таблица IV. Развитие семяпочки мутантного растения mac1 *Zea mays* L. (продольные срезы).

*1, 2* — формирование археспориальных клеток; *3* — материнские клетки макроспор в профазе мейоза; *4* — нуцеллус с формирующимся внутренним интегументом; *5* — зародышевые мешки на разной стадии развития, 1-слойный эпидермис нуцеллуса, дегенерация внутреннего интегумента на адаксиальной стороне семяпочки (*1, 2, 3* — фрагменты нуцеллуса ×500; *4* — ×310; *5* — ×150 — общий вид семяпочки).

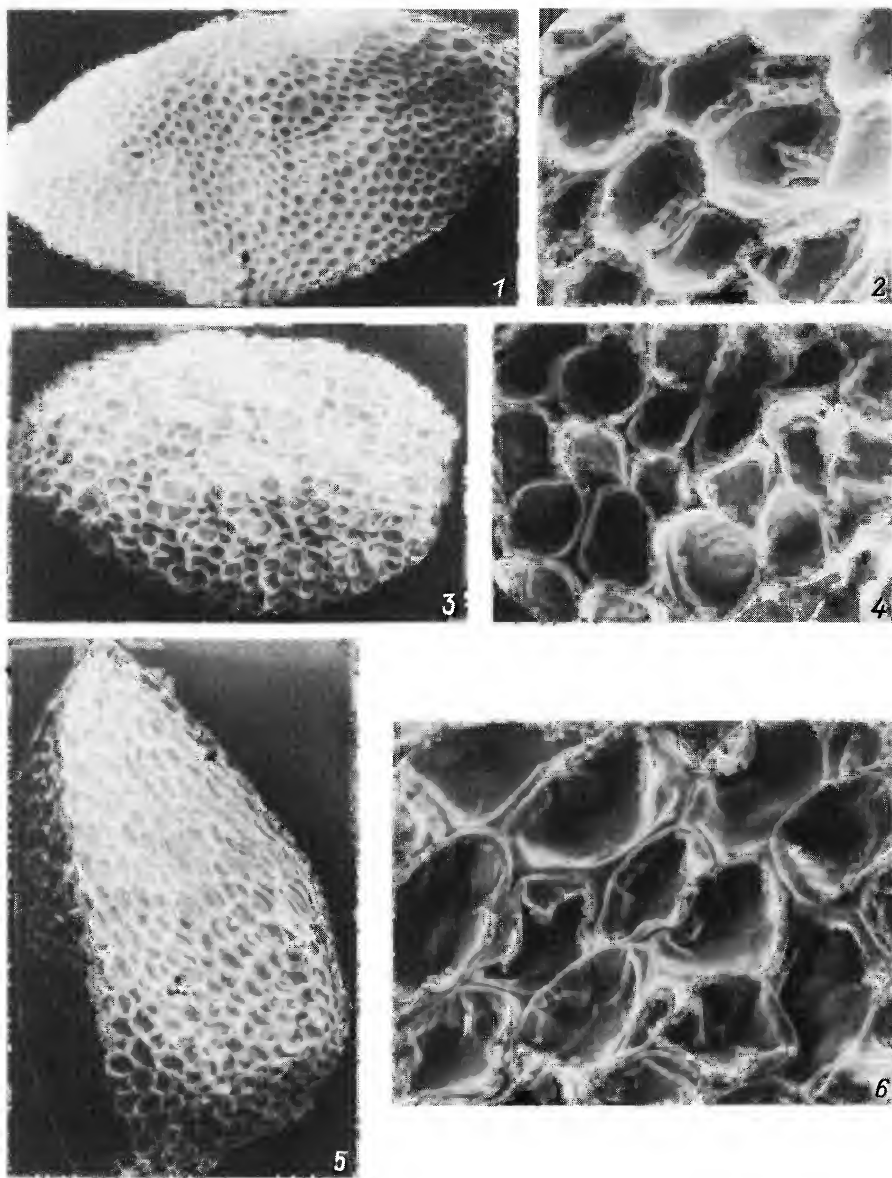
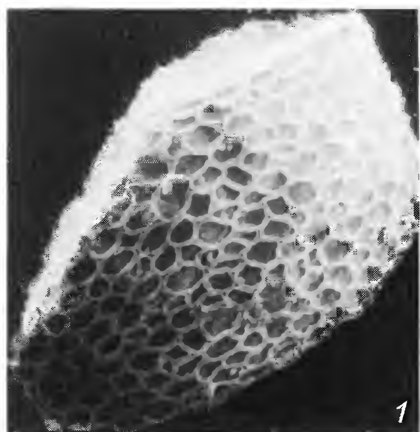
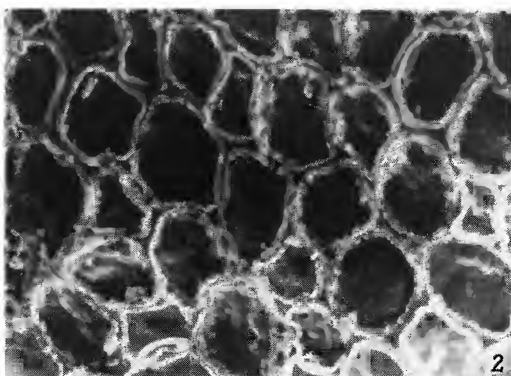



Таблица I. Семена видов *Androsace* секц. *Megista* (*1*, 2), *Samuelia* (*3*, *4*) *Androsace* (*5*, *6*).
*1*, *2* — *A. maxima*; *3*, *4* — *A. gmelinii*; *5*, *6* — *A. lactiflora*. Увеличение: ×36 (*1*), ×48 (*3*), ×60 (*5*), ×300 (*2*, *4*, *6*).













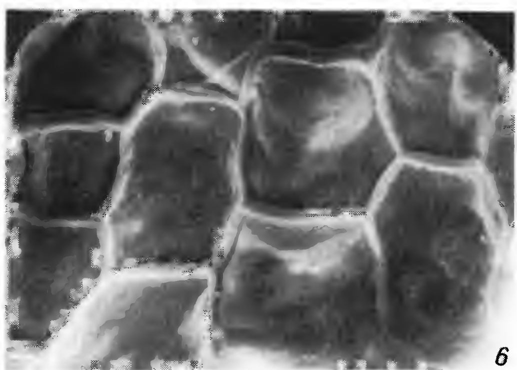
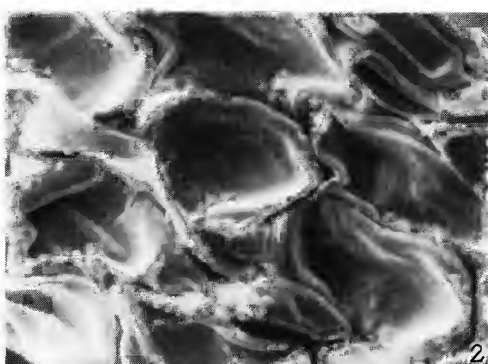
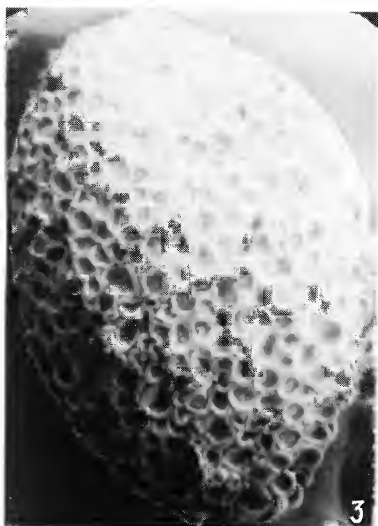


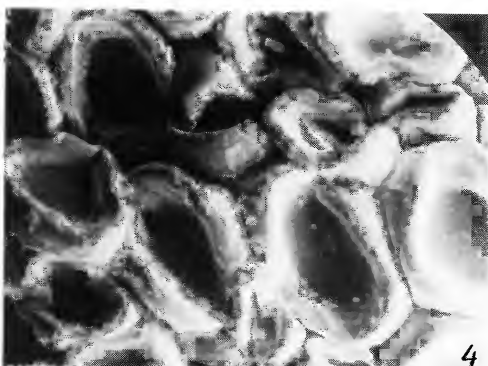

Таблица II. Семена видов *Androsace* секц. *Androsace* (*1—6*).

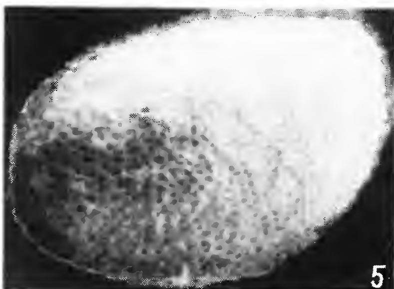
*1, 2 — A. septentrionalis*; *3, 4 — A. fedtschenkoi*; *5, 6 — A. filiformis*. Увеличение: ×60 (*3*), ×86 (*1*), ×150 (*5*), ×300 (*2, 4*), ×600 (*6*).











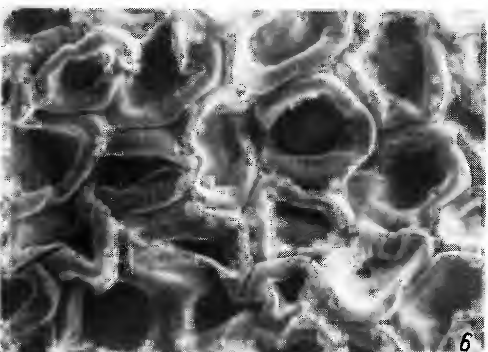


Таблица III. Семена видов *Androsace* секц. *Chamaejasme* (*1—6*).

*1, 2* — *A. ovczinnikovii*; *3, 4* — *A. incana*; *5, 6* — *A. dasyphylla*. Увеличение: ×32 (*5*), ×36 (*1*), ×44 (*3*), ×300 (*2, 4, 6*).

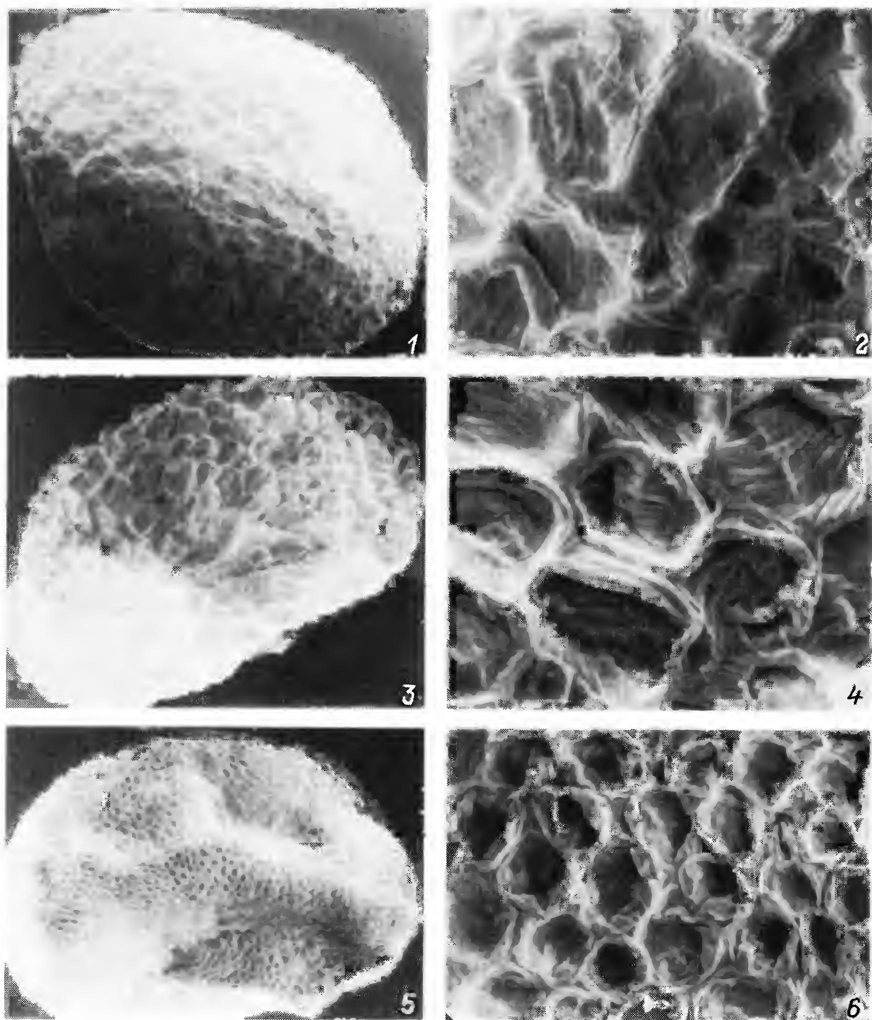



Таблица IV. Семена видов *Androsace* секц. *Chamaejasme* (*1—6*).

*1, 2* — *A. bungeana*; *3, 4* — *A. capitata*; *5, 6* — *A. triflora*. Увеличение: ×40 (*3*); ×48 (*1, 5*), ×300 (*2, 4, 6*).

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 1. 1—168.*